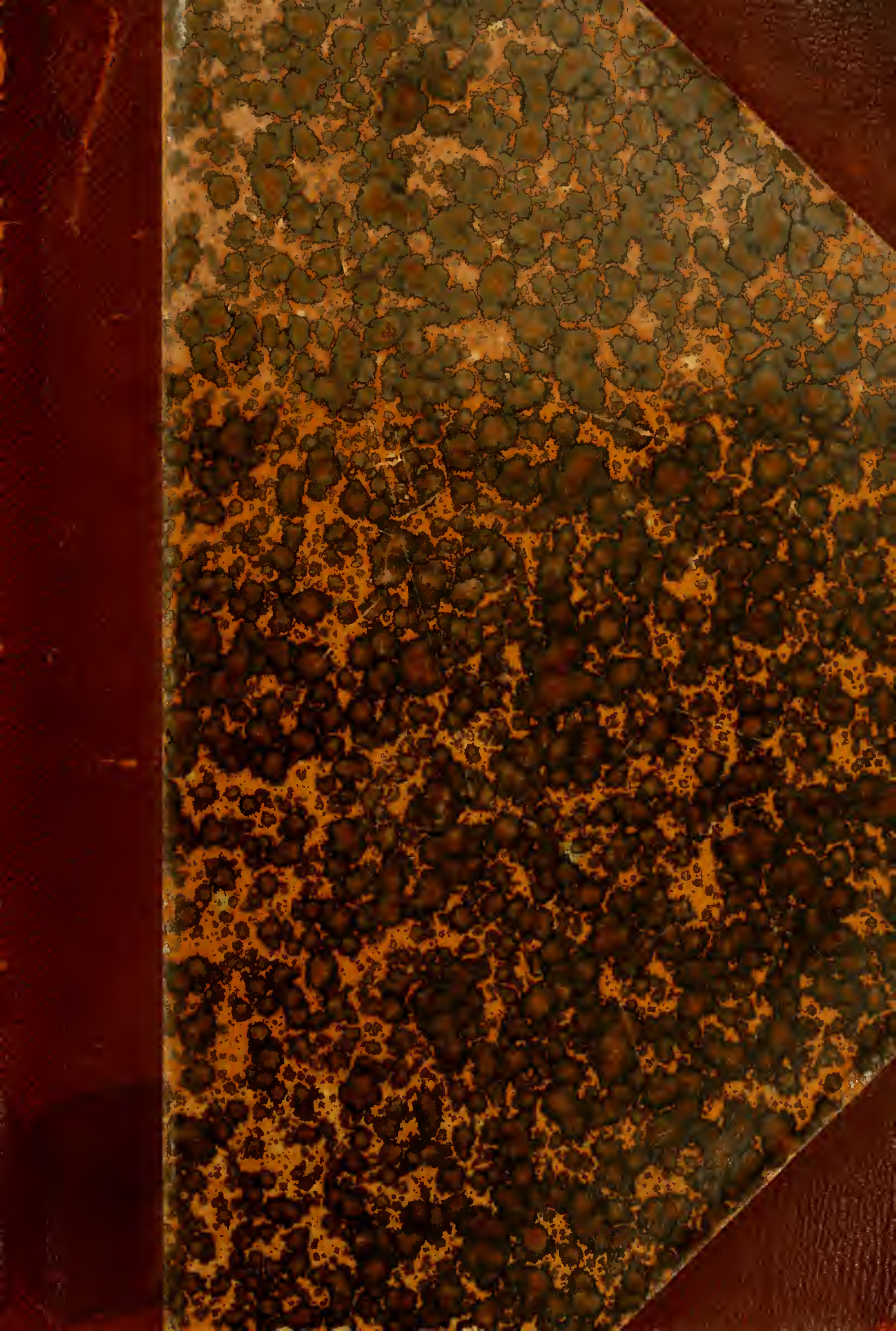


ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN.

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

Dr. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

Dr. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

TOM. XX.

Mit 19 Tafeln und 60 Textfiguren.

WIEN.

ALFRED HÖLDER,
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1915.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

XX. Band.

Inhalt.

Seite

Stiasny, Dr. Gustav, Über einige vorgeschrittene Entwicklungsstadien von Lophius piscatorius L. Mit 1 Tafel und 1 Tabelle 1

Schuch, Karl, Beiträge zur Kenntnis der Schalendrüse und der Geschlechtsorgane der Cumaceen. Mit 2 Tafeln 7

Neppi, Valeria und **Stiasny, Dr. Gustav,** Die Hydromedusen des Golfes von Triest. Mit 4 Tafeln und 1 Tabelle 23

Plenk, Dr. Hanns, Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana. (Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden.) Mit 1 Tafel . 93

Obersteiner, Wolfgang, Über eine neue Cestodenform Bilocularia hyperapolytica nov. gen. nov. spec., aus Centrophorus granulosus. Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren 109

Raab, Franz, Beitrag zur Anatomie und Histologie der Euphausiiden. Mit 2 Tafeln und einer Textfigur 125

Wahl, Dr. Bruno, Über die Kopfbildung cyclorhapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. Mit 3 Tafeln und 20 Textfiguren 159

Leder, Heribert. Zur Histologie des Rückenmarks von Ammocoetes. Mit 1 Tafel und 5 Textfiguren 273

Leder, Heribert. Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren. Mit 2 Tafeln und 27 Textfiguren 297

Wettstein, Otto v., Über den Pericardialsinus einiger Decapoden. Mit 2 Tafeln 393

1 9 6 6 7

Über einige vorgeschrittene Entwicklungsstadien von Lophius piscatorius L.

Von **Dr. Gustav Stiasny,**
Assistent an der k. k. Zoologischen Station in Triest.

(Mit 1 Tafel und 1 Tabelle.)

In meiner ersten Mitteilung[1]) über die Entwicklung von *Lophius piscatorius L.* habe ich einige postlarvale Stadien geschildert, welche auf das Schwinden des Dottersackes folgen. Das älteste von mir beschriebene Entwicklungsstadium (Fig. 13) war ein pelagisches von zirka 50 *mm* Länge und zeigte noch die langen, fadenförmigen Anhänge der flügelartig ausgebildeten Bauchflossen und die fächerartig gestalteten Brustflossen. Nach Abschluß dieser Arbeit war ich bemüht, weiter vorgeschrittene Umwandlungsstadien von Lophius zu erhalten, da gerade über die Verwandlung des pelagischen Fischchens in das dem Benthos angehörende erwachsene Tier noch wenig bekannt ist, um so ein möglichst vollständiges Bild von der postlarvalen Entwicklung des Seeteufels zu erhalten. Aufgabe der vorliegenden Mitteilung ist es nun, in aller Kürze über einige solche Übergangsformen zu berichten.

Während sämtliche in meiner ersten Arbeit geschilderten Jungfische von *Lophius* pelagisch gefischt worden waren, erhielt ich die im Folgenden zu besprechenden späteren Entwicklungsstadien auf ganz andere Weise. Angeregt durch die höchst interessante Arbeit Lo Biancos[2]) über die „Fragaglia" des Golfes von Neapel begann ich im Winter 1909/10 die derselben entsprechende „minutaglia" des Golfes von Triest zu studieren. Unter

[1]) Über einige postlarvale Entwicklungsstadien von Lophius piscatorius L. Diese Zeitschr. Bd. XIX, 1911. 1 Tafel.

[2]) Salvatore Lo Bianco, La pesca della „Fragaglia" nel golfo di Napoli durante gli anni 1906—1907. In: Rivista mens. di Pesca e Idrobiologia. Anno XI. 1909. Nr. 1—3. 44 S.

„Fragaglia“ oder „Fravalia“ versteht man in Neapel, unter der Bezeichnung „minutaglia“ am Fischmarkte von Triest die große Menge von Jungfischen oder auch der im erwachsenen Zustande nie groß werdenden Fische, welche von den Fischern mittels des Grundnetzes (dem Grippo oder auch mit der „tartana“) in Küstennähe erbeutet werden. Speziell die minutaglia des Triester Fischmarktes wie der meisten istrianischen Hafenplätze umfaßt auch verschiedene andere kleine marine Tiere, z. B. Krebse (Nika, Palaemon, Crangon), Cephalopoden (kleine Sepien, Eledone, Sepiola) usw., kurz viele den verschiedensten Tiergruppen angehörende kleine Formen, die einzeln unverkäuflich sind. Bei genauerer Untersuchung erwies sich dieses „animalische Kleinzeug“ als eine Fundgrube interessanter Beobachtungen. Es gelang mir bei wiederholtem Durchsuchen der minutaglia zu verschiedenen Jahreszeiten darunter bisher unbekannte Entwicklungsstadien von *Zeus faber L.*, *Cepola rubescens L.* und auch von *Lophius piscatorius L.* aufzufinden. Aber nicht nur vom rein systematischen Standpunkte aus erwies sich das Studium der minutaglia als äußerst lohnend und interessant, sondern es ergaben sich auch bemerkenswerte Resultate bezüglich der Zusammensetzung, Variationen nach Standort und Jahreszeit. Ich behalte mir vor, die darauf bezüglichen Beobachtungen, die ich nach Tunlichkeit fortzusetzen gedenke, bei anderer Gelegenheit mitzuteilen. Nur einen Punkt möchte ich hier ganz kurz erörtern. Wenn es sich bei der „minutaglia“ der überwiegenden Mehrzahl nach um benthonische Formen handelt, die beim Abrasieren des Bodens durch das Grundnetz gefangen werden, so finden sich doch darunter auch Formen, die nicht zum Benthos gehören. Teils sind dies Irrlinge, die aus ihrem Wohngebiete durch Strömungen vertrieben oder auf der Nahrungssuche in die ihnen fremde Facies gelangen und dort gefangen wurden, oder sie werden unter der minutaglia nur deswegen gefunden, weil sie, obwohl an ganz anderem Orte und zu ganz anderer Zeit gefischt, von den Fischern ihrer geringen Größe halber zu den anderen kleinen, echten benthonischen Jungfischen gegeben wurden.

Daraus erklärt es sich wahrscheinlich auch, wieso die hier geschilderten vier so sehr verschiedenen Entwicklungsstadien von *Lophius*, die sämtlich in der minutaglia am Triester Fischmarkt (im Laufe des Jahres 1910 und 1911) gefunden worden sind. Auffallend ist, daß die Stadien 1—3 trotz ziemlich übereinstimmender Körperlänge so ganz verschieden vorgeschritten in der Entwicklung sind. Stadium 1 zeigt uns noch den Habitus des „pelagischen“ Fischchens,

während das etwas kleinere Stadium 3 bereits den typisch ausgebildeten erwachsenen Fisch seinem ganzen Aussehen nach darstellt.

Da ich in meiner ersten Arbeit bereits die Literatur über die postlarvale Entwicklung von *Lophius* besprochen habe, brauche ich hier nicht weiter darauf einzugehen, sondern beschränke mich auf die Beschreibung der 4 Stadien.[1])

Stadium 1 von 50 *mm* Länge (Taf. I, Fig. 1 *a, b, c*). Dieses Stadium ist dem in meiner früheren Arbeit abgebildeten gleich großen ähnlich (Fig. 13), unterscheidet sich aber bei genauerem Vergleiche durch einige wesentliche Merkmale. Auffallend ist vor allem die außerordentliche Größe der Brustflossen (20 *mm* Länge), die bei Ansicht von oben (Fig. 1 *b*) besonders deutlich hervortritt. Auch die Bauchflossen sind viel stärker entwickelt, endlich ist die Ausbildung der fadenförmigen Anhänge eine ungewöhnlich starke (Fig. 1 *a*). Andrerseits ist der Kopf verhältnismäßig schmal (15 *mm*).

Die Brustflossen sind wie zwei riesige Fächer ausgebildet und über die ganze Oberfläche hin mit dunkelbraunem Pigment bedeckt, das nur einen schmalen Rand freiläßt. Die blättchenförmigen Anhänge erstrecken sich auch auf die innere Oberfläche der Brustflossen (Fig. 1 *b*), nur sind sie hier mehr länglich, fadenförmig gestaltet, als wie z. B. am Maule. Die Außenfläche der Brustflossen ist dagegen glatt. Die großen Bauchflossen sind stark dunkelbraun pigmentiert, besonders gegen den Rand zu (Fig. 1 *c*), so daß die weißlich durchschimmernden Flossenstrahlen sich deutlich abheben. Die in diesem Stadium zirka 60 *mm* langen fadenförmigen Anhänge sind viel dicker als gewöhnlich, von der Stärke eines starken Bindfadens und in ihrem ganzen Verlaufe dunkelbraun pigmentiert. (In Fig. 1 *c* sind sie nicht gezeichnet.) Die zweite Rückenflosse ist ungewöhnlich groß (15 *mm*). Daß die Breite des Kopfes bei diesem Exemplar ganz unverhältnismäßig gering ist, geht aus einem Vergleich mit dem folgenden Stadium 2 (man vergleiche Fig. 1 *b* und 2 *b*) auf das deutlichste hervor; das letztere besitzt bei gleicher Länge einen um zirka 6 *mm* breiteren Kopf. Das Tierchen ist noch ziemlich durchscheinend und hat sich offenbar erst vor kurzem am Grunde niedergelassen, wo es erbeutet wurde, oder aber ist es beim Aufholen des Netzes in den höheren Wasserschichten schwimmend

[1]) Der Vollständigkeit halber erwähne ich, daß seit dem Erscheinen meiner ersten Mitteilung eine kurze Beschreibung eines Lophius-Jungfisches in einer nachgelassenen Notiz von Rudolf Burckhardt: Zur Kenntnis der Fische von Rovigno, erschienen ist. (Zool. Anz., Bd. XXXVII, S. 285/6.) Verf. gibt genaue Maße eines Jungfisches von 50 *mm* Länge.

in dasselbe geraten. Vielleicht aber wurde es von den Fischern an der Oberfläche mit einem Eimer gefangen und zur Minutaglia geworfen. Genaueres konnte ich über die Herkunft dieses interessanten Stadiums trotz mehrfacher Umfrage bei den Chioggioten nicht erfahren.

Stadium 2 von 50 *mm* Länge (Taf. 1, Fig. 2 *a*, *b*, *c*), ein prachtvolles Exemplar, das sich von dem gleichgroßen Stadium 1 ganz beträchtlich unterscheidet. Sein ganzer Habitus ist viel massiger, der Körper plumper und gedrungener, nicht mehr durchsichtig. Der Kopf ist sehr breit (s. o.) und verhältnismäßig nicht hoch (15 *mm*). Die Brustflossen sind viel kleiner und derb, nicht durcheinend und zeigen schon deutlich die Tendenz zur Reduktion zum Stummel wie beim erwachsenen Tier (Fig. 2 *b*). Noch weiter geht die Rück- und Umbildung bei den Bauchflossen, die sehr klein sind und an denen die fadenförmigen Anhänge bereits vollständig fehlen (Fig. 2 *c*).

Sehr schön sind die zahlreichen läppchenförmigen Anhänge ausgebildet, die oft die zierlichste Form haben und nach Art des Eichenlaubs gelappt sind.

Stadium 3 von 47 *mm* Länge (Taf. 1, Fig. 3 *a*. *b*, *c*).[1]) Obwohl dieser Jungfisch kleiner ist als die vorstehend geschilderten beiden Entwicklungsstadien, sieht man doch auf den ersten Blick. daß er in der Entwicklung weiter vorgeschritten ist. Er zeigt bereits vollkommen das Aussehen des erwachsenen Tieres. Der Kopf ist sehr breit (19·5 *mm*) im Verhältnis zur Höhe (12·5 *mm*). Die Brustflossen haben schon die Form der Armstummel des adulten Tieres angenommen; sie sind klein und schaufelförmig (Fig. 3 *b* und *c*), die Bauchflossen. ohne Spur von Anhängen, stark reduziert. Die Läppchen sind weniger entwickelt als bei den früheren Stadien. Das ganze Tierchen ist plump. Die Pigmentierung ist ziemlich gleichmäßig über den Rücken verbreitet, der Bauch von einem weißlichen Grau. Die Enden der Brustflossen zeigen reichliche dunkelbraune Pigmentzellen. Das Peritoneum bereits mit dunkelbraunen Pigmentzellen. Bei diesem Stadium scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß es vielleicht zu dem in der Adria gleichfalls vorkommenden *Lophius parvipinnis Cuv.* gehört. Ist schon die Unterscheidung der erwachsenen Tiere von *Lophius piscatorius* und *parvipinnis* oft nicht leicht, so ist sie bei den Jungfischen naturgemäß noch viel schwerer

[1]) Bei diesem Exemplare ist leider die Schwanzflosse ein wenig beschädigt, so daß die Angabe der Körperlänge ungenau ist. Aus dem gleichen Grunde blieben in der Tabelle einige Rubriken unausgefüllt.

Möglicherweise handelt es sich da überhaupt nur um Varietäten einer Art.[1])

Stadium 4 von 63 *mm* Länge (Taf. 1, Fig. 4) unterscheidet sich vom erwachsenen Tiere fast nur mehr durch die geringere Körpergröße und ist dem vorhergehenden Entwicklungsstadium sehr ähnlich. Der Kopf ist unverhältnismäßig groß und stark abgeplattet. Die stummelförmigen Brustflossen klein und nach aufwärts gerichtet, die Bauchflossen gleichfalls sehr klein. Läppchenförmige Anhänge gering an Zahl. Im Darme, der sehr stark aufgetrieben war, fand sich ein noch unverdautes Exemplar von *Atherina hepsetus L.* Das Tierchen hatte also bereits die carnivore Lebensweise des erwachsenen Fisches. Der Körper ist von schwärzlich-braunem Pigment bedeckt, auf der Bauchseite zeigt er ein schmutziges Grau.

Ich habe noch einige ältere Stadien von *Lophius,* von 75, 80, 85 und 90 *mm* Länge in Händen, sehe jedoch von Abbildung und Beschreibung derselben ab, da sie dem Stadium 4 außerordentlich ähnlich sehen. Der Hauptunterschied besteht lediglich in der noch weiter fortschreitenden Abplattung. Derartige Stadien waren in der Minutaglia recht häufig zu finden.

Meiner Schwester Dr. Emma Stiasny spreche ich für die sorgfältige Anfertigung der Abbildungen auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus. Herrn Prof. Dr. Franz Werner, Wien und Herrn Antonio Valle, Konservator am Museo Civico in Triest danke ich für einige freundlichst erteilte Auskünfte.

Wien, im Dezember 1911.

---

[1]) In seiner „Revision of the fishes of the family *Lophiidae*“ (Ann. a. Mag. Nat. Hist.. Ser. 7, Vol. XI, March 1903) hält C. Tate Regan die Species *Lophius Budegassa Spin. (syn. L. parvipinnis Cuv.)* zwar noch aufrecht; doch scheint mir diese Species keine „gute Art“ zu sein, da ihre Unterscheidungsmerkmale besonders gegenüber *L. piscatorius* doch zu unbestimmt und zu geringfügig sind.

Tabelle für die Maße.

(Die Zahlen bedeuten Millimeter.)

Stadium	1	2	3	4
Körperlänge (Mitte der Oberlippe bis Schwanzspitze)	50	50	47 (?)	63
Breite des Maules	15	14	15	18
Abstand der Cornealmittelpunkte	9	9	8	10
Mundmitte bis Kiemenöffnung	17·5	23	24	25
Kiemenöffnung bis Schwanzspitze	33	29	25 (?)	40
Abstand von der Mundmitte zum 1. Flossenstrahl	4	4	5	4
Abstand von der Mundmitte zum 2. Flossenstrahl	8	7·5	6·5	8
Abstand der 2. Rückenflosse zur Mundmitte	23	34·5	27	34
Länge der 2. Rückenflosse	15	6	10	16
Länge der Schwanzflosse	12	10	—	12
Länge hinter dem Anus	30	25	—	32
Größte Breite des Kopfes	15	21	19·5	25
Größte Höhe des Kopfes	13	15	12·5	15
Länge des 1. Tentakels	6	7	6	10
Länge der Brustflosse	22	12	10	15
Länge der Bauchflosse	25	14·5	11	7

Figurenerklärung.

Sämtliche Jungfische von *Lophius piscatorius L.* sind etwas vergrößert dargestellt. Die natürliche Größe ist durch eine Linie markiert.

Fig. 1. Stadium von 50 *mm* Länge.
A. Seitenansicht.
B. Von oben gesehen.
C. Von unten gesehen.

Fig. 2. Stadium von 50 *mm* Länge.
A. Seitenansicht.
B. Von oben gesehen.
C. Von unten gesehen.

Fig. 3. Stadium von 47 *mm* Länge.
A. Seitenansicht.
B. Von oben gesehen.
C. Von unten gesehen.

Fig. 4. Stadium von 63 *mm* Länge.
Seitenansicht.

Beiträge zur Kenntnis der Schalendrüse und der Geschlechtsorgane der Cumaceen.[1]

Von **Karl Schuch.**

(Mit 2 Tafeln.)

Die Kenntnis der Cumaceen reicht bis zum Ende des 17. Jahrhunderts zurück. Die Ansichten über die systematische Stellung dieser Tiere waren verschieden; MONTAGU hielt sie für „verstümmelte Dekapoden", während MILNE EDWARDS und nach ihm auch andere Forscher sie für Larven von Dekapoden hielten, eine Ansicht, die sich auch noch erhielt, als von KRÖYER (1846) auf den auffallenden Geschlechtsdimorphismus dieser Tiere hingewiesen wurde, der sich vor allem in der bedeutenden Länge der 2. Antenne und in dem Besitz von Abdominalbeinen bei den Männchen fast aller Gattungen ausspricht. Diese Merkmale waren auch die Ursache, daß die Männchen und Weibchen der Cumaceen früher als getrennte Gattungen angesehen wurden.

Schon diesen ältesten Beobachtern war die nach hinten stark abnehmende Breite der Thoracalsegmente aufgefallen und die im Verhältnisse zum Cephalothorax außerordentlich geringe Breite des Abdomens, eine Erscheinung, die den Tieren eine gewisse Ähnlichkeit mit der Körperform eines Skorpions gibt und die auch schon in der Namengebung einiger Arten Ausdruck fand.

Von grundlegender Bedeutung für die Kenntnis der Cumaceen waren die Arbeiten von G. O. SARS (seit 1864), welcher sich in einer großen Reihe von Abhandlungen eingehend mit diesen Tieren beschäftigte und namentlich in systematischer Hinsicht eine scharfe Trennung der einzelnen Arten durchführte. Daneben bezogen sich seine Arbeiten vorwiegend auf biologische Verhältnisse. Erst in zweiter Linie berücksichtigte SARS auch die anatomischen Verhält-

[1]) Diese Arbeit wurde bereits 1906 fertiggestellt, ihre Publikation ist nur bisher unterblieben.

nisse der Cumaceen und stellte dieselben in ihren Hauptzügen fest. Aus dem Umstande, daß Sars ohne die Schnittmethode arbeitete, ist es zu erklären, daß ihm das Vorhandensein der hier später zu beschreibenden Schalendrüse, die zuerst Claus gesehen und kurz beschrieben hat, entgangen ist. Dieses Übersehen ist in der geringen Sichtbarkeit dieses zarten Organs an lebenden und auch an mit Glyzerin aufgehellten toten Exemplaren begründet.

Sars erwähnt bei Diastylis Rathkei von Exkretionsorganen ein paariges Organ unterhalb des Herzens, das er als Speicherniere auffaßt. Neben Sars beschäftigte sich in neuerer Zeit auch Dohrn mit den Cumaceen, und zwar vorwiegend mit ihrer Entwicklungsgeschichte.

Die phylogenetischen Verhältnisse der Cumaceen haben Boas und nach ihm Claus erörtert.

Die Hauptaufgabe der vorliegenden Untersuchung, die über Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professors Dr. Karl Grobben, ausgeführt wurde, war die Untersuchung der Schalendrüse und Genitalorgane bei den Cumaceen.

Untersuchungsmethoden.

Im folgenden sollen einige Erfahrungen zusammengefaßt werden, die sich im Verlaufe der Arbeit bei der Präparation der Tiere ergeben haben.

Der Erlangung von brauchbaren Schnittserien stellen sich mit Rücksicht auf den resistenten Panzer ziemliche Schwierigkeiten entgegen und es ist aus diesem Grunde der Vorbehandlung der Tiere große Sorgfalt zu widmen. Besonders bei größeren Formen, wie Diastylis Rathkei, ist die Entkalkung des Panzers unerläßlich, weil dadurch wenigstens teilweise die verschiedene Konsistenz der Teile der eingebetteten Tiere behoben wird, welche sonst sehr leicht ein Zerreißen der Schnitte bewirkt. Auch empfiehlt es sich, bei großen Tieren vor dem Einbetten in Paraffin die Schalenduplikatur zu heben, um den Austritt der hier leicht eindringenden Luft zu ermöglichen. Ein Zerreisen der Schnitte ist sonst fast unvermeidlich. Die Dicke der Schnitte betrug bei den Präparaten, welche der Untersuchung der Drüse dienten, 4—5 μ, für die Untersuchung der Geschlechtsorgane genügen auch noch Schnitte von 6 μ Dicke.

Von den Fixierungsmitteln, die bei der Herstellung der Präparate angewendet wurden, leistete neben verschiedenen Sublimatgemischen vor allem Kali bichromicum-Essigsäure nach Tellyes-

NICZKY (1) ausgezeichnete Dienste. Von Sublimatgemischen bewährte sich am meisten ein Gemisch von Sublimat und Essigsäure nach KAISER (2), doch gibt auch eine warm gesättigte Lösung von Sublimat in Seewasser gute Resultate. Besonders für die Fixierung der Kieferdrüse erwies sich Anwendung von Sublimat als vorteilhaft. Nächst den genannten Fixiermitteln kommt Chromosmiumessigsäure nach FLEMMING (3), und zwar das starke Gemisch in Betracht. Auch eine heiß gesättigte Lösung von Pikrinsäure empfiehlt sich mit Rücksicht auf die Leichtigkeit, mit der sie in die Tiere eindringt. Überhaupt bereitet der starke cuticulare Panzer der Cumaceen bei der Fixierung ziemliche Schwierigkeiten. Diesem Übelstande kann, abgesehen von der Erwärmung der Fixiermittel, einigermaßen dadurch abgeholfen werden, daß man bei Untersuchungen, die sich auf den Thorax beschränken, das Abdomen kurz vor der Fixierung abschneidet, was sich besonders bei der Anwendung von Sublimat empfiehlt.

Zur Entkalkung wurde Perényische Flüssigkeit angewendet. Nach dem Auswaschen des Fixiermittels wurden die Tiere in Alkohol verschiedenen Grades gehärtet und dann in Xylol, bzw. in ein Gemisch von Xylol und Paraffin übertragen, wobei sie in ersterem 1 bis 2 Stunden, in letzterem ungefähr 4 Stunden belassen wurden. Als Intermedium bewährte sich auch Zedernöl sehr gut.

Zum Färben der Schnitte leistete Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, und zwar nach neuerer Vorschrift (4) weitaus die besten Dienste. Es scheint, daß ein längeres Einwirken der Eisenalaunlösung die Deutlichkeit des Bildes noch erhöht. Auch Hämatoxylin nach DELAFIELD wurde angewendet, doch gewährt es keine so scharf differenzierten Bilder wie das vorige. Nachgefärbt wurde mit Eosin und Säurefuchsin, doch sind auch mit Eisenhämatoxylin allein gefärbte Schnitte vollkommen brauchbar.

Anatomie der Schalendrüse (Kieferdrüse).

Was die Lage der Schalendrüse bei den Cumaceen betrifft, deren Vorhandensein, Lage und Gestaltung CLAUS (5) kurz beschreibt, so zeigt dieselbe Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Anisopoden und Isopoden (5). Meine Untersuchungen bezogen sich auf *Diastylis Rathkei Kröy.*, von mediterranen Arten auf *Diastylis rugosa G. O. Sars, Iphinoë tenella G. O. Sars* und *Cuma Edwardsii Goodsir* (14). Die Kieferdrüse erstreckt sich bei den Cumaceen durch das 1. und 2. Maxillarsegment, während sie z. B. bei Apseudes bis an das Hinter-

ende des Cephalothorax reicht und auch bei den Isopoden meist eine größere Ausdehnung besitzt. Bei Diastylis besitzt sie eine ansehnlichere Größe. Sie nimmt den Raum zwischen den Maxillarganglien, dem Kaumagen und Mitteldarm ein (Taf. I. Fig. 1). Die ganze Drüse ist von Blutlacunen umgeben, in denen sie mittels Konnektivfasern suspendiert erscheint, und reicht bis nahe an das seitliche Körperintegument. (Taf. I, Fig. 3.) Auf horizontalen Längsschnitten fallen knapp hinter der Drüse die dorsoventral verlaufenden Muskeln des ersten Maxillarfußpaares auf, deren starke Entwicklung wohl mit dem Vorhandensein des Kiemenanhanges zusammenhängt. der fast ununterbrochen in lebhafter Bewegung erhalten wird. (Taf. I, Fig. 3.)

Die Drüse weist auch bei den Cumaceen, wie ja zu erwarten ist, die charakteristische Zusammensetzung aus Endsäckchen und Harnkanälchen auf, wobei das letztere mittelst eines im Bau mit der Epidermis übereinstimmenden Harnleiters an der Basis der zweiten Maxille ausmündet. (Taf. I, Fig. 4.)

Das Endsäckchen stellt ein rundliches, etwas in die Länge gezogenes Bläschen dar, das durch die sich anheftenden Stützfasern in Zipfel ausgezogen erscheint und mit Rücksicht auf das Harnkanälchen lateral liegt. Es ist verhältnismäßig groß und erscheint in Querschnittserien beinahe auf sämtlichen Schnitten der betreffenden Region. wie auch horizontale Längsschnitte seinen beträchtlichen Umfang dartun. (Taf. I, Fig. 3.) An seiner dorsalen Seite geht das Endsäckchen unmittelbar in das Harnkanälchen über: es besteht keine umfangreiche Kommunikation, an dem Übergange treten zwei sehr große Trichterzellen auf. (Taf. I, Fig. 5 und 6.)

Am Harnkanälchen lassen sich mit Rücksicht auf die Lage und Dimensionen zwei Teile unterscheiden. Über dem Endsäckchen liegt ein sackförmig erweiterter Abschnitt, der dasselbe an Länge nur um ein geringes überragt und dorsoventral abgeflacht erscheint. Dieser Abschnitt geht in einen absteigenden Teil über. der median vom Endsäckchen gegen die Ventralseite führt, sich dabei allmählich verengt, schließlich lateralwärts umbiegt und so das Endsäckchen umgreift. (Taf. I, Fig. 1 und 2.) Unterhalb des letzteren verläuft er nach vorn gegen die zweite Maxille und geht hier in den Harnleiter über, der an der Basis derselben ausmündet. Der vielfach gewundene Verlauf des Harnkanälchens, wie er sich bei anderen Gruppen der Crustaceen findet, tritt hier nicht auf.

Die absteigenden Teile der beiderseitigen Harnkanälchen sind in der Medianebene des Tieres fast bis zur Berührung genähert,

indem sie nur durch eine dünne Bindegewebsschichte getrennt werden. (Taf. I, Fig. 1 und 2.) Außerordentlich starke Konnektivfasern gehen von der lateralen und teilweise auch von der dorsalen Seite des oberen säckchenförmigen Abschnittes des Harnkanälchens gegen das Integument und bilden Bündel, zwischen denen große, ovale Kerne liegen, die ihrem Aussehen nach wahrscheinlich bindegewebigen Bildungszellen angehören. Ebenso finden sich gleich entwickelte Fasern an jenem Teil des Kanälchens, der ventral vom Endsäckchen lateralwärts verläuft. Sie sind gegen das ventrale Integument gerichtet. (Taf. I, Fig. 2.)

Vom Endsäckchen gehen bedeutend schwächer entwickelte Stützfasern aus, und zwar sowohl gegen das Harnkanälchen als auch gegen das Integument. Obwohl sich diese Fasern von den erstgenannten ziemlich unterscheiden, dürften doch auch sie dem Bindegewebe angehören.

Histologischer Bau.

Die histologische Zusammensetzung des Endsäckchens weist im allgemeinen auch bei den Cumaceen den für alle bis jetzt beschriebenen Schalendrüsen bezeichnenden Bau auf (6).

Die äußere Begrenzung des Endsäckchens bildet eine feine, strukturlose Basalmembran, welcher die Drüsenzellen aufsitzen. Auffallend ist die geringe Zahl von Zellen, welche das Säckchen zusammensetzen, sodaß auf einem Querschnitt in der Regel nur zwei Kerne erscheinen. (Taf. I, Fig. 2.) Bei Diastylis Rathkei sind im ganzen 8 Zellkerne zu zählen. Die Zellgrenzen nachzuweisen ist an Schnittpräparaten nicht möglich, dieselben dürften wohl nur bei Betrachtung von der Oberfläche sichtbar sein.

Die Zellen sind ziemlich flach und an der Stelle, an welcher der Kern liegt, gegen das Lumen des Säckchens vorgewölbt. Die Wölbung verflacht ganz allmählich nach den Seiten. (Taf. I, Fig. 2 u. 3.)

Das Plasma dieser Zellen ist hell und weist eine feinkörnige Beschaffenheit auf. Es enthält besonders an der dem Lumen abgewendeten Seite der Zellen kleine Körnchen, die sich mit Hämatoxylin intensiv färben. Auch treten in dieser Gegend kleine Vakuolen auf. Gegen das Lumen erscheint das Plasma homogener. (Taf. I, Fig. 5 u. 6.) Auffällig ist es, daß sich in gewissen Fällen der Konservierung diese beiden Schichten scharf sondern. Die Kerne sind

von bedeutender Größe, zeigen eine elliptische Form und besitzen zahlreiche Kernkörperchen.

Die Verbindung zwischen Endsäckchen und Harnkanälchen wird durch eine Mündung von geringem Umfang vermittelt. Auf Querschnitten durch diese Region fallen sofort zwei sehr umfangreiche Zellen auf, welche in das Lumen des Harnkanälchens hineinragen und vom Endsäckchen ihren Ursprung nehmen. Sie entsprechen den sogenannten Trichterzellen, wie sie bereits an den Nephridien von *Palaemonetes* unter den Dekapoden (7) und von den Isopoden (8) bekannt sind. Vejdovský beschreibt sie an der Schalendrüse bei *Ligidium agile* und *Titanethes*, und zwar zwei, bzw. vier solcher Zellen, die nach meinen Beobachtungen die gleiche Lage bei den Cumaceen aufweisen, während sie bei *Niphargus* in das Endsäckchen vorspringen sollen. Außerdem wurden sie auch an der entsprechenden Stelle der Antennendrüse von *Gammariden* (8) nachgewiesen. Das Vorhandensein dieser Zellen wurde zum erstenmal von Allen (7) in seiner Arbeit über die Antennen- und Schalendrüse von *Palaemonetes* festgestellt.

Die Trichterzellen gehören wahrscheinlich dem Endsäckchen an, worauf ihr enger Zusammenhang mit dem Epithel desselben hinzuweisen scheint. Sie ragen, sich allmählich keilförmig verbreiternd, in das Lumen der Harnkanälchens hinein. Ihre Kerne, die eine rundliche Form aufweisen und zahlreiche Kernkörperchen besitzen, liegen in der Nähe der Mündungsstelle, während der in das Kanälchen hineinragende Teil der Zelle von einem feinen hellen Plasma gebildet wird. (Taf. I, Fig. 6 und 7.)

Vejdovský erwähnt einen Muskelring, der die erwähnte Mündung umgibt und von einer eigenen Muskelzelle, die über dem Muskelring liegt, gebildet werden soll. Die Fibrillen dieses Muskelrings sollen nach Vejdovský glatt sein.

Auf Querschnitten durch die in Frage kommende Region von *Diastylis Rathkei* zeigte es sich, daß auch bei den Cumaceen dieser Ringmuskel auftritt. (Taf. I, Fig. 5 und 6).

Auf Schnitten, welche die Muskelfibrillen tangential treffen, also einen Längsschnitt des Muskels darstellen, zeigte sich bei der erwähnten Diastylisart eine feine Querstreifung, die darauf hinzudeuten scheint, daß es sich hier nicht um glatte, sondern um quergestreifte Muskelfibrillen handelt. (Taf. I, Fig. 5.) Dafür würde wohl auch die allgemeine Erfahrung sprechen, daß die Muskulatur der Arthropoden fast ausnahmslos aus quergestreiften Muskeln besteht. Eine eigene Muskelbildungszelle konnte nicht nachgewiesen

werden. Auf Schnitten, welche die Ausmündung des Endsäckchens treffen und einen Querschnitt des Ringmuskels darstellen, liegt letzterer dem Epithel des Harnkanälchens dicht an. (Taf. I, Fig. 6.)

Erst bei Drucklegung dieser Arbeit habe ich von einer in tschechischer Sprache publizierten Abhandlung von Loško (17) Kenntnis erhalten, in der sich auch Angaben über die Schalendrüse einer Triester Cuma finden. Loško beschreibt in dieser Publikation den Trichterapparat, der als aus 4 Zellen bestehend angegeben wird; ein Sphinkter konnte nicht beobachtet werden, doch wird sein Vorhandensein vermutet. Auch Loško ist der Ansicht, daß die Trichterzellen dem Endsäckchen angehören.

Die Basalmembran ist am Epithel des Harnkanälchens stärker entwickelt als beim Endsäckchen. Auch dort ist die Zahl der Epithelzellen im Verhältnisse zur Größe des Kanälchens eine sehr geringe. Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind ebenso wenig nachweisbar wie beim Endsäckchen. Das Plasma der Zellen ist von körniger Beschaffenheit und zeigt basal die charakteristische Anordnung in Stäbchen. Letztere ist nicht immer deutlich, was wohl mit der jeweiligen Funktionshöhe der Drüse in Zusammenhang steht. (Taf. I, Fig. 4, 5 und 6.) Bie Kerne sind von langgestreckter ovaler Form, ansehnlicher Größe und besitzen ebenfalls zahlreiche Kernkörperchen, unterscheiden sich überhaupt nicht wesentlich von den Kernen des Endsäckchens.

Dem Epithel gehört eine ziemlich dicke Stäbchencuticula an, welche die Begrenzung gegen das Lumen bildet. Schon E. Haeckel (9) hat dieselbe an der grünen Drüse des Flußkrebses gesehen und später wurde sie von Grobben (6) in zahlreichen Fällen in der Antennendrüse nachgewiesen. (Taf. I, Fig. 4, 5 und 6.) Daß ihr Vorhandensein einmal geleugnet wurde, dürfte wohl auf die leichte Zerstörbarkeit dieser Bildung und auf ihre verhältnismäßig schwere Sichtbarkeit zurückzuführen sein. Sie stellt eine Differenzierung des Zellplasmas dar und erweckt durch ihre scharfe Abgrenzung gegen das Epithel den Anschein einer gewissen Selbständigkeit, der sich auch darin zeigt, daß sie sich bei schlechter Konservierung des Gewebes von dem darunterliegenden Epithel trennt. Senkrecht zur Oberfläche zeigt sie eine feine Streifung, die allerdings nur an gut erhaltenen Stellen zu beobachten ist. (Taf. I, Fig. 4, 5, 6.)

Über der Stäbchencuticula finden sich im Lumen des Kanälchens häufig geronnene Sekrete, welche ein körniges Aussehen besitzen. Auch im Lumen des Endsäckchens zeigten sich stellenweise feinkörnige Massen, die von einzelnen dunklen Körnern durchsetzt waren.

Der Harnleiter, in den das Harnkanälchen übergeht, weist in seiner histologischen Beschaffenheit Ähnlichkeit mit den Zellen der Haut auf und ist von geringer Länge. Das Epithel des Harnkanälchens verflacht beim Übergang in den Harnleiter etwas. (Taf. I, Fig. 4.)

Die Geschlechtsorgane.

Die Kenntnis der Geschlechtsorgane weist bei den Cumaceen noch einige Lücken auf. Dohrn (10) geht in seiner Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Cumaceen nur vorübergehend auf die Besprechung der Genitalorgane ein und wendet seine Aufmerksamkeit vor allem der Embryonalentwicklung zu. Später hat Burmester (16) die Genitalorgane kurz beschrieben. Die neueren Arbeiten von Sars (11) dagegen sind, wie schon erwähnt, vor allem den äußeren morphologischen und den biologischen Verhältnissen gewidmet, die innere Anatomie ist erst in zweiter Linie berücksichtigt. Gleichwohl hat dieser Forscher die Lage der Geschlechtsorgane und ihre Form bereits richtig erkannt. Die später noch zu erwähnende Erklärung der Eiablage und der Bildung des Brutsackes, die Sars gibt, erscheint jedoch unrichtig (11).

Die Ovarien besitzen bei Tieren, welche der Brutlamellen entbehren, eine mehr oder weniger spindelförmige Gestalt und sind an lebenden Tieren, wenn die Entwicklung der Eizellen noch nicht weit vorgeschritten ist, nur schwer sichtbar. Was ihre Lage betrifft, so erstrecken sie sich im wesentlichen durch die drei ersten freien Thorakalsegmente und reichen zur Zeit voller Entwicklung bis in das Hinterende des Cephalothorax. Sie liegen unterhalb des Herzens, der ventralen Fläche des transversalen Septums, welches den Pericardialsinus von der ventralen Cavität des Leibes trennt, angeheftet (Taf. II, Fig. 1), über den Leberschläuchen und dem Darm, den sie bei entsprechend weit vorgeschrittener Entwicklung der Eizellen nach oben fast vollständig überdecken. In letzterem Zustand erscheinen die Ovarien bis zur Berührung genähert. (Taf. II, Fig. 2.) Auch zeigen sie jetzt nicht mehr die spindelförmige Gestalt, sondern sind vorn und hinten abgerundet. Feine, bindegewebige Fäden verlaufen von den Ovarien gegen das Pericardialseptum.

Ein unpaarer Abschnitt ist nicht vorhanden, ein Umstand, der an die Verhältnisse bei den Arthrostraken erinnert. Bekanntlich fehlt letzteren ein solcher unpaarer, die beiderseitigen Ovarien verbindender Abschnitt, während er bei den Thorakostraken wenigstens als kurze Querbrücke entwickelt ist. Ausnahmen von dieser

Regel sind unter den Thorakostraken selten, z. B. *Pagurus*. Damit soll keineswegs gesagt sein, daß die Einreihung der Cumaceen unter die Thorakostraken durch diese Tatsachen zweifelhaft erscheint.

Für *Diastylis Rathkei* gibt Burmester an, daß die Ovarien bei jungen Tieren am vorderen Ende verbunden seien; auch Sars will bei dieser Gattung einen unpaaren Abschnitt gesehen haben, der das Keimlager enthalten soll. Es fand sich jedoch nach meinen Untersuchungen auch bei dieser Gattung, wenigstens bei *Diastylis rugosa G. O. Sars*, das Keimlager auf der lateralen Seite des Ovariums und ein unpaarer Abschnitt nicht vor.

Auch die einfache Sackform und die Lage des Ovariums erinnern an die ähnlichen Verhältnisse bei den Arthrostraken. Einen Ovidukt nachzuweisen ist nicht möglich gewesen. Derselbe dürfte jedenfalls nur zur Zeit der Eiablage unterscheidbar und auch nur zu dieser Zeit von außen zugänglich sein, wie es z. B. auch bei den Anisopoden und Isopoden der Fall ist, indem sich hier Geschlechtsöffnungen erst mit der der Eiablage unmittelbar vorhergehenden Häutung bilden (5) *(Apseudes, Cymothoa)*. Die Mündung der Oviduktе erfolgt wahrscheinlich am drittletzten freien Thorakalsegment an der Basis der Brutlamelle, da das Beinpaar dieses Segmentes noch Brutlamellen trägt und der Brutraum sich nicht weiter nach hinten erstreckt. Für dieses Verhalten spricht wohl auch die bei allen Malacostraken mit großer Regelmäßigkeit wiederkehrende Lage der weiblichen Geschlechtsöffnungen in diesem Segment. Dohrn gibt an, daß die Ovarien im 9. Segmente „frei" an der Unterseite des Segmentes in die Bruttasche münden. Nach Burmester (16) verlassen die Eier zur Zeit der Reife „das Eilager und liegen frei in der Leibeshöhle, aus der sie durch die im dritten freien Thoracalsegment liegende Geschlechtsöffnung austreten und in eine Bruttasche gelangen". Auf die Ansicht von Sars (11), welcher gleichfalls ein vollständiges Fehlen der Ovidukte annimmt, wird später zurückzukommen sein.

In histologischer Beziehung erscheint das Ovarium von einer strukturlosen Hülle umgeben, der nach innen ein Epithel aufliegt, das zahlreiche Kerne besitzt, die eine elliptische Form aufweisen und auf Schnittpräparaten durch ihre intensive Färbbarkeit auffallen. Das Epithel setzt sich auch unter das Keimlager fort, nur sind die Kerne hier mehr spindelförmig. Von dem Epithel, welches die Wände des Ovariums auskleidet, schieben sich Zellen zwischen die Eizellen ein, so daß eine Art Follikel entsteht.

Das Keimlager ist auf die laterale Seite des Ovariums beschränkt und erstreckt sich durch die ganze Länge desselben. (Taf. II, Fig. 1, 2.) Übereinstimmend verhält sich das Keimlager der Isopoden und Anisopoden, während es bei den Amphipoden auf der Medianseite liegt. Das Keimlager der Cumaceen bildet eine Zellage, die stellenweise durch die größere Anhäufung der Keimzellen verdickt erscheint und an der Basis den Eindruck eines Syncytiums macht, wenigstens war es mir nicht möglich, Zellgrenzen nachzuweisen. (Taf. II. Fig. 2.)

Die Ovarien sind von den reifenden Eizellen prall erfüllt und weisen kein freies Lumen auf. Die Eier sind von verhältnismäßig bedeutender Größe und zwischen ihnen zeigen sich die schon erwähnten, aus dem Epithel eingewucherten Zellen. Vom Keimlager lösen sich stellenweise Zellen ab, welche den Eizellen anliegen, vielleicht später zerfallen und resorbiert werden. (Taf. II, Fig. 2).

Der Dotter tritt in der Oocyte in Form von Eiweißschollen, die sich stark färben, und in Gestalt von Fettkugeln auf. (Taf. II, Fig. 2.) Das sehr große Keimbläschen weist eine deutliche Kernmembran auf, ist von runder Gestalt und besitzt zahlreiche Chromosomen. Die Eier, die sich im Brutraum befinden, besitzen eine resistente Hülle. In den Ovarien sind die Eier bei *Cuma Edwardsii* unter den von mir untersuchten Formen einreihig angeordnet und nur stellenweise liegen sie in zwei Reihen ineinander gekeilt. Bei anderen Formen dagegen findet sich eine Anordnung in mehreren Reihen, was mit der größeren Zahl der Eier zusammenhängt. Im Gegensatze zu *Cuma Edwardsii*, bei welcher Art nur 16—17 Eier in beiden Ovarien vorhanden sind, finden sich bei *Iphinoë tenella* 38 Eier, wie auch bei *Diastylis Rathkei* und *Diastylis rugosa* die Anzahl der Eier 30 übersteigt. Hier sind die Eier in einer einzigen, zuweilen aber in zwei übereinander liegenden Ebenen angeordnet. (Taf. II, Fig. 1.)

Die Entwicklung der Embryonen findet in einem ventralen Brutraum statt, der von vier dünnen Lamellenpaaren gebildet wird, die als Epipodialanhänge der 4 ersten thoracalen Beinpaare erscheinen. An Größe nehmen diese Lamellen von hinten nach vorn ab, die vorderste Lamelle ist nur von geringem Umfang. Der Brutraum erscheint nach außen gut abgeschlossen, indem die einzelnen Lamellen weit übereinandergreifen.

Sars (11) behauptet, daß die Brutlamellen durch Abheben der ventralen Körperwand gebildet werden und der Brutraum mit der Leibeshöhle kommuniziert. „It is true, that a marsupial pouch

is found; but its cavity is confluent with the body-cavity, the thin incubatory plates being formed by the splitting of the ventral wall of the body itself. In gravid females, it is easily seen that the embryos are not confined to the marsupial pouch, but are distributed throughout the whole body-cavity behind the carapace, even up to the region of the heart."

Aus diesem Verhalten soll sich auch das Fehlen des Oviduktes erklären, indem die Eier durch Reißen der Ovarialwände frei werden und in Folge der Kommunikation der Leibeshöhle mit dem Brutraum in letzteren gelangen sollen.

Etwas anders lautet die Angabe Burmesters (16) über die Bildung des Brutsackes bei *Cuma Rathkei*. Danach soll das Integument der drei ersten freien Thoracalsegmente mit der weiteren Ausbildung der Ovarien in der Segmentmitte Falten bilden, „wobei sich die verkalkten, ursprünglich zusammenhängenden und die Segmente markierenden Cuticulastreifen trennen, so daß nunmehr jedes Segment von einer Seite bis zur anderen von einer Chitinplatte bedeckt wird. Wenn die Eier die Größe erlangt haben, daß sie das Eilager verlassen, so lösen sich, vermutlich durch den Druck, welchen die Eier auf das Integument ausüben, die Cuticulaplatten ganz von der Hypodermis und zerbrechen in der Mitte der Falte, so daß jetzt unter jedem Segment 1 Plattenpaar liegt. Während der vordere Rand des dritten Plattenpaares sich über den hinteren des zweiten legt und der vordere Rand des zweiten Plattenpaares sich über den hinteren des ersten legt, legen sich auch die bisher noch der Körperwand zugebogenen freien Enden der Platten übereinander und bilden so einen nach außen geschlossenen Raum, in welchem die Eier den Furchungsprozeß durchmachen und die Embryonen sich entwickeln. Wenn die Eier die Bruttasche ganz erfüllt haben, drängen sie die Hypodermis nach oben, so daß sich dieselbe gegen die Leibeshöhle hin wölbt."

Eine Kommunikation des Brutraumes mit der Leibeshöhle ist wohl schon mit Rücksicht auf das nicht geschlossene Gefäßsystem der Crustaceen, das mit der Leibeshöhle in Verbindung steht, unwahrscheinlich. Auf Querschnitten durch Weibchen, welche einen Brutsack mit Embryonen besitzen, zeigt sich auch, daß die ventrale Körperbedeckung vollständig intakt ist. Sars beruft sich darauf, daß die Embryonen aus dem Brutraum bis in die Nähe des Herzens reichen; der Anschein dieser Verbindung zwischen Brutraum und Leibeshöhle wird dadurch hervorgerufen, daß die Embryonen bei zunehmendem Wachstum die Ventralwand des Körpers des Weib-

chens gegen die Seiten und die Rückenwand vor sich her drängen, sodaß auf Querschnitten die ventrale Leibeswand konkav eingedrückt erscheint, der Darm dorsoventral abgeplattet ist und überhaupt alle Organe einander in dieser Richtung genähert erscheinen. (Taf. II, Fig. 1.) Was die Entstehung der Brutplatten betrifft, so zeigte sich auf Querschnitten durch die entsprechenden Segmente von Diastylis Rathkei, daß die Brutplatten als Hautduplikaturen der Beine angelegt werden. Sie liegen, solange sie noch klein sind, dicht an der Bauchwand. Bei fortschreitendem Wachstum müssen sie sich mehr abheben und diese Erscheinung dürfte zu der Ansicht von Sars und jener von Burmester Anlaß gegeben haben.

Sars spricht auch die Vermutung aus, daß die Weibchen nach einmaliger Eiablage absterben. Diese Annahme fällt bei der von mir oben geschilderten Art der Bildung des Brutsackes weg, während sie aus der Annahme Sars konsequenterweise folgen müßte. Dagegen scheint mir ferner zu sprechen, daß sich bei einem Weibchen von *Diastylis rugosa* ziemlich weit entwickelte Eier im Ovarium fanden, während der Brutraum bereits Embryonen barg. (Taf. II, Fig. 1.)

Die Brutplatten weisen Hohlräume auf, die vielleicht darauf hinweisen, daß dieselben wie bei den Schizopoden auch zur Respiration in Beziehung stehen. Die Brutplatten gehen wahrscheinlich bei der dem Ausschlüpfen der Embryonen folgenden Häutung, wie bei den Isopoden, wieder verloren, da sie nur zur Zeit der Eireife auftreten.

Auch die männlichen Geschlechtsorgane zeigen in ihrem Bau Übereinstimmung mit den Hoden der Arthrostraken, u. zw. der Isopoden, vor allem darin, daß gleichfalls ein gemeinsamer Abschnitt fehlt. Bekanntlich fehlt auch den männlichen Geschlechtsorganen der Arthrostraken ein die beiderseitigen Hodenschläuche verbindender Abschnitt. Gegen dieses Verhalten spricht nur eine Angabe von Fritz Müller nach dem bei *Tanais* und *Leptochelia* die Hodenschläuche in eine quere unpaare Blase einmünden sollen, aus der dann die Ausführungsgänge entspringen, eine Beobachtung, die meines Wissens seither nicht wieder bestätigt wurde.

Während Burmester den Hoden von *Cuma Rathkei* nur kurz beschreibt, die Ausmündung desselben in der Mitte des dritten freien Thorakalsegmentes unrichtigerweise angibt, hat Sars die Form und die Ausmündung des Cumaceenhodens richtig beschrieben. In bezug auf ihre Lage weisen die Hoden große Übereinstimmung mit den Ovarien auf, indem sie ebenfalls dem transversalen Septum

angeheftet erscheinen (Taf. II, Fig. 3), nur daß sie sich durch sämtliche fünf freien Mittelleibssegmente erstrecken. Die vier seitlichen Blindschläuche (Taf. II, Fig. 5), welche das Keimlager enthalten, nehmen nach hinten an Größe zu und erinnern an eine bei Isopoden häufig auftretende Form des Hodens, indem auch bei diesen seitliche Blindschläuche entwickelt sind, allerdings nur drei, die durch einen verengten Abschnitt in die Vasa deferentia einmünden, während bei den Cumaceen die Hodenschläuche breit dem Vas deferens aufsitzen. Übrigens ist auch der Hoden von Mysis nach diesem Typus gebaut.

Das Keimlager erscheint gegen das Lumen des Hodens konkav begrenzt, so daß es auf horizontalen Längsschnitten eine ungefähr halbmondförmige Gestalt zeigt. (Taf. II, Fig. 4.) Die beiderseitigen Ausführungsgänge sind, besonders wenn sie mit Samenelementen gefüllt erscheinen, im mittleren Abschnitte bis zur Berührung genähert, während sie im Bereiche des dritten Thorakalsegmentes wieder etwas auseinanderweichen und von hier an ziemlich parallel in ansehnlicher Entfernung von einander, sich allmählich verjüngend, nach hinten seitlich über dem Darm verlaufen. In der Mitte des letzten Thorakalsegmentes biegen sie scharf nach außen um (Taf. II, Fig. 5) und steigen dann mittelst einer fast rechtwinkeligen Knickung zur Basis des fünften Thoraxbeinpaares hinab, wo sie ausmünden. In histologischer Beziehung weisen die Vasa deferentia ein Epithel auf, das den Eindruck eines Drüsenepithels macht und einer sehr zarten Basalmembran aufliegt. (Taf. II, Fig. 4.) Die Form der Zellen ist ziemlich gleichartig, nur daß sie nach hinten etwas verflachen. Auch treten am Endabschnitte des Vas deferens Ringmuskeln auf, so daß dieser Teil als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen ist.

Zum Schluß drängt es mich, der angenehmen Pflicht Genüge zu leisten und meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Karl Grobben, der mich zu vorliegender Arbeit veranlaßte und dieselbe stets in liebenswürdigster Weise gefördert hat, sowie Herrn Professor Dr. Theodor Pintner meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Tafelerklärung.

Buchstabenbezeichnung.

Ao = Aorta.
Bk = Blutkörperchen.
Bl = Blutlacune.
C = Cuticula.
Cf = Connectivfaser.
Es = Endsäckchen.
G = Ganglion.
Hc = Harnkanälchen.
Hl = Harnleiter.
K = Kiemenanhang.
M = Muskel.
Mx'' = 2. Maxille.
Mxp' = 1. Maxillarfuß.
Sz = Schließzelle.
BM = Bauchmark.
BR = Brutraum.
D = Darm.
Ho = Hoden.
Hz = Herz.
Kl = Keimlager.
KR = Kiemenraum.
L = Leberschlauch.
Oh = Ovarialhülle.
RM = Ringmuskel.
Tf'' = 2. freien Thoracalfuß.
TS_{1-5} = 1.—5. freies Thoracalsegment.
Vd = Vas deferens.

Figurenverzeichnis.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch das zweite Maxillarsegment von Diastylis rugosa G. O. Sars, etwas von rechts vorn nach links hinten getroffen. Vergr.: Ok. 2, Obj. 3 von Leitz, eingezogener Tubus, Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Fig. 2. Querschnitt durch die Schalendrüse von Diastylis Rathkei Kröyer. Vergr.: Ok. 4, Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus, Tischhöhe. Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Fig. 3. Horizontaler Längsschnitt durch die Schalendrüse von Diastylis Rathkei. Vergr.: Ok. 2, Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Fig. 4. Horizontaler Längsschnitt durch den Ausführungsgang der Schalendrüse von Diastylis Rathkei. Vergr.: Ok. 2, Obj. 7 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Fig. 5. Querschnitt durch die Schließzellen von Diastylis Rathkei. Dieselben seitlich getroffen, so daß der Schließmuskel im Längsschnitt erscheint und die Querstreifung erkennen läßt. Vergr.: Ok. 2, Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Fig. 6. Dieselben, Schnitt durch die Mündungsöffnung, der Schließmuskel im Querschnitt. Vergr.: Ok. 2, Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt durch die Ovarien von Diastylis rugosa G. O. Sars. Das Tier ist infolge der weit vorgeschrittenen Entwicklung der Embryonen im Brutraum dorsoventral abgeflacht. Die Leberschläuche sind hier kurz und erscheinen daher nicht getroffen. Vergr. Ok. 2, Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield und Säurefuchsin.

Fig. 2. Horizontaler Längsschnitt durch die Ovarien von Cuma Edwardsii. Vergr.: Ok. 4. Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.

Fig. 3. Querschnitt durch das zweite freie Thoracalsegment von Cuma Edwardsii. Die Cuticula ist durch die Konservierung von der Matrix gelöst. Vergr.: Ok. 2, Obj. 5 von Leitz, eingezogener Tubus. Färbung: Hämatoxylin nach Delafield und Eosin.

Fig. 4. Horizontaler Längsschnitt durch den vorderen Teil des Hodens von Iphinoë tenella G. O. Sars. Von rechts oben nach links unten getroffen. Vergr.: Ok. 2, Obj. 3 von Leitz, Tubuslänge 17 *mm*. Tischhöhe. Färbung. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain und Säurefuchsin.

Fig. 5. Horizontaler Längsschnitt durch die Ausführungsgänge des Hodens von Iphinoë tenella G. O. Sars. Vergr.: Ok. 2, Obj. 3 von Leitz, Tubuslänge 17 *mm*, Tischhöhe. Färbung: Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin.

Die Zeichenebene liegt, wenn nicht anders bemerkt, in der Höhe des Objektes. Bei Herstellung der Zeichnungen wurde ein Zeichenapparat nach Zeiß verwendet.

Verzeichnis der im Texte angeführten Druckschriften.

1. Tellyesniczky K., Dr., Zur Kritik der Kernstrukturen. Archiv für mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgesch. 60. Bd., 1902.

2. Lee-Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. 1898, § 61.

3. Ebenda. § 47.

4. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie. 1896, pag. 186.

5. Claus C., Über Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden II. Arbeiten aus dem Zool. Institute der Universität Wien. Tom. VII. 1888.

6. Grobben C., Die Antennendrüse der Crustaceen. Arbeiten aus dem zool. Institute d. Univ. Wien. Bd. III. 1881.

7. Allen E. J., Nephridia and Body-cavity of some Decapod Crustacea. Quart. Journal microsc. sc. Vol. XXXIV. 1893 (p. 403—426).

8. Vejdovský F., Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 69. Leipzig 1901.

9. Haeckel E., Über die Gewebe des Flußkrebses. Müllers Archiv, 1857, p. 551.

10. Dohrn A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. I. Über den Bau und die Entwicklung der Cumaceen. Jen. Zeitschr. für Med. und Naturwissensch. V. Bd. 1870.

11. Sars G. O., An Account of the Crustacea of Norway. Vol. III. Cumacea. Bergen 1900.

12. Nebeski O., Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. Arb. aus dem Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. III. 1881.

13. Dohrn A., Entwicklung und Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XX. pag. 55—80. 1869.

14. Carus J. V., Prodromus Faunae Mediterraneae. Vol. I. 1885.

15. Boas J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VIII. pag. 485.

16. Burmester J., Beiträge zur Anatomie und Histologie von Cuma Rathkii Kr. Diss. Kiel 1883, pag 38.

17. J. Loško, Morfologie exkrečnich orgánu Crustacei. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wissensch., Prag 1903.

Die Hydromedusen des Golfes von Triest.

Von

Valeria Neppi,

Lyzeallehrerin

und

Dr. Gustav Stiasny,

em. Assistent an der k. k. Zool. Station in Triest.

(Mit 4 Tafeln und einer Tabelle.)

I. Allgemeiner Teil.

1. Einleitung.

Wenn wir uns nach mehr als zweijährigem Studium der Hydromedusen des Golfes von Triest entschlossen haben, die Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammenzustellen, so geschieht dies mit dem Bewußtsein, daß unsere Arbeit eine unvollständige ist, da wir die Polypen nicht mit einbeziehen konnten, sondern die Medusen allein berücksichtigten. Wir sind uns auch bewußt, daß wahrscheinlich nicht einmal unser Verzeichnis der Medusen ein vollständiges ist, da wir trotz der verhältnismäßig langen Dauer unserer Studien einige (2) Medusen, die von früheren Autoren beobachtet wurden, nicht gesehen haben. Zum Teil ist dies begründet in dem unregelmäßigen Auftreten gewisser Formen, die manche Jahre hindurch ganz ausbleiben, andrerseits aber auch in dem Umstande, daß die Materialbeschaffung während der ganzen Beobachtungszeit infolge zeitweiliger ungünstiger Witterung mit Schwierigkeiten verbunden war und der Station nur ein auch anderweitig stark in Anspruch genommener Fischer zur Verfügung stand.

Wir haben uns daher im Interesse des rascheren Fortschreitens unserer Arbeit bewogen gefunden, uns auf die Medusen zu beschränken und vorderhand die Polypen gänzlich auszuschalten.

Unser Material stammt hauptsächlich aus Planktonfängen, die in den Jahren 1909—11 im Golfe von Triest zwischen dem Wellenbrecher und dem Leuchtturm gemacht wurden, doch wurden auch Medusen, die in den benachbarten Küstengewässern (bei Pirano, Muggia, Zaule, Grado, Miramar) gefischt wurden, in die Untersuchung einbezogen. Es handelt sich dabei natürlich fast ausschließlich um Küstenformen, da nur ausnahmsweise Hochseeformen in den

Golf durch Korrenten getrieben werden. Es ist schon von früher her bekannt, daß im allgemeinen die Formen des Golfes in der Größe hinter denjenigen anderer Mittelmeerhafenplätze zurückbleiben: dies gilt besonders für die Medusen.

Aus unserem Planktonkalender geht hervor, daß das ganze Jahr hindurch Hydromedusen im Plankton des Golfes von Triest zu finden sind und daß für jede Jahreszeit einige Formen charakteristisch sind. Steuer (46*a*) hat daher mit Unrecht die Hydromedusen als „zum größten Teile Winterformen" bezeichnet.

Was die Färbung der Hydromedusen betrifft, können wir im allgemeinen sagen, daß wir keine so lebhaften Farben beobachtet haben, wie sie an den Abbildungen derselben von verschiedenen Autoren zu sehen sind. Insbesondere scheint uns die Farbenwiedergabe in dem Mayerschen Medusenwerke (39) stark übertrieben. Die Tiere sind mehr oder weniger durchsichtig, weißlich, ohne jede besondere allgemeine Färbung; am häufigsten sind Magen, Tentakelbulben und Gonaden pigmentiert, jedoch sind auch diese Organe nur selten lebhaft gefärbt (z. B. bei *Turris*). Sehr häufig ist der Magen der Medusen mit mehr oder minder verdauter Nahrung vollgepfropft. Die Tiere scheinen sehr gefräßig zu sein. Als Hauptnahrung kommen für die Hydromedusen Copepoden, Sagitten, Wurmlarven, Peridineen in Betracht.

Bei einem Vergleiche mit der Graeffeschen (1884) Liste der Hydromedusen des Golfes von Triest ergibt sich, daß es uns gelang, eine ganze Anzahl neuer oder wenigstens für das Mittelmeer oder den Triester Golf noch nicht nachgewiesener Formen zu finden.[1]) Unter den aufgefundenen 53 Spezies von Hydromedusen entfällt fast die Hälfte (26) auf die Anthomedusen. Von Leptomedusen fanden wir 19 verschiedene Spezies, von Trachymedusen 5, und 3 Spezies von Narcomedusen. Davon sind 7 Spezies neu. (3 Anthomedusen: *Tiara tergestina*, *Podocoryne Hartlaubi* und *Lymnorea sp.;* 3 Leptomedusen: *Laodicea Bigelowi*, *Orchistoma Graeffei* und *Eucheilota Maasi* und 1 Narcomeduse: *Solmaris Vanhöffeni.)*

Systematisch geordnet liegen uns folgende Spezies vor:
(Die neuen Spezies sind fett gedruckt.)

1. Anthomedusen.

Steenstrupia rubra Forbes 1848
Steenstrupia aurata Mayer 1910

[1]) Siehe darüber unsere vorläufigen Mitteilungen (Nr. 44 u. 44 *b*) im Geolog. Anzeiger.

Dicodonium adriaticum Graeffe 1884
Sarsia gemmifera Forbes 1848
Sarsia (Stauridiosarsia) producta Mayer 1910
Slabberia halterata Forbes 1846
Eucodonium Brownei Hartlaub 1907
Ectopleura Dumortieri (van Beneden 1844) L. Agassiz 1862
Zanclea implexa Allman 1864
Eleutheria dichotoma Quatrefages 1842
Cladonema radiatum Dujardin 1843
Stomotoca dinema L. Agassiz 1862
Pandea sp.
Turris cæca Hartlaub 1892
Tiara tergestina n. sp.
Cytaeis exigua Haeckel 1879
Cytaeis pusilla Gegenbaur 1856
Podocoryne minuta Mayer 1910
Podocoryne Hartlaubi n. sp.
Turritopsis nutricula Mc Crady 1857
Thamnostoma dibolia Haeckel 1879
Lymnorea sp.
Bougainvillia autumnalis Hartlaub 1897
Lizzia octostyla Haeckel 1879
Rathkea Blumenbachii Brandt 1837
Proboscidactyla ornata Browne 1904.

2. Leptomedusen.

Thaumantias hemisphaerica Eschscholtz 1829
Laodicea cruciata L. Agassiz 1862
Laodicea Bigelowi n. sp.
Orchistoma Graeffei n. sp.
Eucope picta Keferstein u. Ehlers 1861
Obelia
Clytia volubilis Lamouroux 1812
Phialidium variabile Claus 1881
Eucheilota Maasi n. sp.
Saphenia gracilis Mayer 1910
Saphenia spec. A
Saphenia spec. B
Octorchis Gegenbauri Claus 1881
Eutimium scintillans Mayer 1910
Phortis pellucida Neppi 1910

Eirene plana Neppi 1910
Tima flavilabris Eschscholtz 1829
Eucopide gen.? spec.?
Aequorea Forskalea Péron et Lesueur 1809.

3. Trachymedusen.

Olindias phosphorica Haeckel 1879
Rhopalonema velatum Gegenbaur 1856
Aglaura hemistoma Péron et Lesueur 1809
Liriope eurybia Haeckel 1864
Geryonia proboscidalis Eschscholtz 1829.

4. Narcomedusen.

Solmaris leucostyla Haeckel 1879
Solmaris Vanhoeffeni n. sp.
Solmundella bitentaculata var. mediterranea Haeckel 1879.

Im großen und ganzen haben wir uns, was die Gruppeneinteilung und die Benennung der Medusenformen betrifft, an das große Medusenwerk von A. G. Mayer (39) gehalten, doch haben wir natürlich auch die übrige Literatur, soweit sie uns zugänglich war, nach Gebühr berücksichtigt und zu strittigen Fragen, insbesondere wenn uns reichliches Material vorlag, Stellung genommen. Unter den in den letzten Jahren erschienenen Medusenwerken ist jedenfalls das Mayersche das umfassendste, doch hat es — nach unserer Ansicht — den Fehler, daß es die Polypen viel zu wenig berücksichtigt und überhaupt nicht kritisch genug durchgearbeitet ist. Auch sind wir nachträglich auf viele Ungenauigkeiten in bezug auf Literaturangaben, Fundorte etc. aufmerksam geworden. — Als Anfänger in der Medusenforschung haben wir es so weit als möglich vermieden, uns in Diskussionen über Berechtigung von Genera einzulassen; auch in der Benennung neuer Spezies haben wir größte Vorsicht geübt und es nur in solchen Fällen getan, wo die gefundenen Tiere sich durch wichtige Merkmale von den bekannten unterschieden. Dort, wo wir uns unserer Sache nicht ganz sicher fühlten, haben wir es vorgezogen, von einer Neubenennung Abstand zu nehmen. Obwohl unsere Arbeit Lücken aufweist, hoffen wir doch, daß sie anderen Forschern als Basis für weitere Untersuchungen zweckmäßige Dienste leisten wird. — Was die Synonyme betrifft, so haben wir nur die wichtigsten mit besonderer Berücksichtigung der europäischen Formen angeführt. Von einer ausführlicheren Er-

wähnung der Synonyme glaubten wir angesichts der Zusammenstellung Mayers Abstand nehmen zu können. — Mit der Beschaffung der sehr umfangreichen und sehr zerstreuten Literatur hatten wir große Schwierigkeiten. Dem Vorwurfe, die Literatur, insbesondere die englische und amerikanische, nicht genügend berücksichtigt zu haben, können wir nur mit dem Hinweis auf diesen Umstand begegnen. Herr Prof. Maas war so freundlich, uns zahlreiche seiner Medusenarbeiten zur Einsichtnahme einzusenden, ebenso Herr Prof. Vanhöffen; wir danken beiden Herren bestens dafür. Herrn Prof. Hartlaub danken wir für die Übersendung von Vergleichsmaterial von *Bougainvillia autumnalis* und *Tiara ampullacea*, für einige interessante briefliche Mitteilungen, sowie für die Überlassung des Bürstenabzuges eines Teiles seiner damals noch nicht erschienenen „Margeliden des Nordischen Planktons". Herrn Prof. C. J. Cori, der uns bei der Materialbeschaffung auf das bereitwilligste unterstützte, sprechen wir hiefür unseren besten Dank aus. Herrn Universitätszeichner Adolf Kasper, der uns bei Anfertigung der Zeichnungen mit Rat und Tat zur Seite stand, danken wir für seine Mühewaltung auf das herzlichste.

2. Literaturübersicht.

Wir geben hier einen ganz kurzen Abriß der Literatur über die Medusen des Golfes, indem wir uns ein genaueres Eingehen auf einzelne Arbeiten so weit als nötig für den speziellen Teil unserer Mitteilung vorbehalten.

Vor Graeffe (16, 17) haben Busch (6), Will (60), Claus (7, 8, 9, 10), Metschnikoff (41) über Medusen des Golfes gearbeitet. Es kommen jedoch in systematischer Hinsicht von letzteren bloß die Arbeiten von Will und Claus in Betracht, da Buschs Angaben über Triester Medusen sehr spärlich und die von Metschnikoff größtenteils embryologisch sind. Will (60) hat in seinen *„Horae tergestinae"* zahlreiche Medusen gut beschrieben und es ist diese Arbeit, obwohl veraltet, doch noch heute von Wert. Claus (7, 8, 9, 10) hat sich in seinen Arbeiten nur auf wenige Formen beschränkt und dieselben genau untersucht, mit Faunistik hat er sich nicht beschäftigt. Graeffe bietet in seiner Übersicht und Liste (17) ein sorgfältiges Verzeichnis der Medusen, das, obwohl eine Fundgrube biologischer Beobachtungen, in systematischer Hinsicht dem heutigen Stande der Wissenschaft naturgemäß nicht mehr entspricht. Seit Graeffe ist über die Medusen des Golfes nur wenig gearbeitet worden. Stossich (52) gab eine Liste der adriatischen

Coelenteraten mit Angaben der Fundorte und vielen Synonymen. Cori und Steuer (11) und letzterer allein (45 u. 46) haben in ihren Notizen das Auftreten einiger Medusen erwähnt. Stiasny (49) beschrieb eine für den Golf neue atlantische *Tima*-Spezies, Neppi (42) beschäftigte sich mit dem Studium der Anomalien bei *Irene* und *Tima* und stellte in einer zweiten Arbeit (43) fest, daß die bisher für eine und dieselbe Form betrachtete *Irene* und *Tima* in Wahrheit zwei ganz verschiedene Formen sind, und zwar *Phortis pellucida* Neppi und *Eirene plana* Neppi. — Stiasny (47, 48, 50, 51 u. 51 *a*) erwähnte in seinen Notizen über die marine Fauna des Golfes von Triest das jährliche Auftreten einiger Hydromedusen.

II. Spezieller Teil.

3. Systematik.

A. Anthomedusae Haeckel 1879

Codonidae Haeckel 1879 sens. emend. Mayer 1910.

Genus Steenstrupia Forbes 1846 = *Steenstrupia* + *Euphysa* Haeckel 1879 = *Euphysa* Vanhöffen 1891 = *Corymorpha* Hartlaub 1907 (in parte)

Steenstrupia rubra Forbes 1848

Steenstrupia lineata Leuckart 1856

„ *lineata* + *cranoides* Haeckel 1879

Corymorpha nutans Hartlaub 1907.

Nach Graeffe (17) sollten im Golfe von Triest zwei verschiedene Arten dieser Gattung vorkommen: *Steenstrupia lineata* Leuckart und *Steenstrupia cranoides* Haeckel.[1]) Wir haben auf Grund der Beobachtung reichlichen Materials mit Sicherheit feststellen können, daß es sich hier um eine und dieselbe Form handelt, welche infolge ihrer Variabilität bald der einen, bald der anderen der genannten Spezies ähnlich sieht. Die Diagnose der Triester Form entspricht fast vollkommen der von Mayer (39) für *Steenstrupia rubra* Forbes angegebenen und seine Vermutung (39. I, pag. 31), daß die mediterrane Form mit der westatlantischen identisch sei, wird durch die Übereinstimmung unserer mit seinen Befunden völlig bestätigt. Einige Bemerkungen wären nur über die Ausbildung der drei fadenlosen Bulben und über den Magenstiel hinzuzufügen. Nach der Beschreibung der atlantischen *Steenstrupia*

[1]) Unsere *Steenstrupia aurata* Mayer ist in Graeffes Verzeichnis (17) als *Euphysa mediterranea* angeführt.

rubra soll bei derselben nur ein Tentakel entwickelt sein, während die drei anderen auf lange, schmale, gleich große Bulben reduziert sind; wir fanden viele Exemplare dieser Beschreibung entsprechend, bei anderen waren die Bulben aber dick und rundlich, bei einigen endlich trugen sie einen kurzen Fadenanhang. Wir möchten hier betonen, daß die drei Bulben mit oder ohne Fadenanhängen durchwegs gleich ausgebildet waren.

Was den Magenstiel betrifft, so können wir die Beobachtungen Mayers (39) für *Steenstrupia gracilis*, gegenüber der Beschreibung Brownes (4) für *Steenstrupia rubra* bestätigen.

Vergleicht man die zwei Diagnosen Haeckels (19) für *Steenstrupia lineata* und *Steenstrupia cranoides*, so findet man, daß die Form des Scheitelaufsatzes als ausschlaggebendes Unterscheidungsmerkmal gilt. Wir haben zahlreiche Exemplare mit gekrümmtem und mit geradem Scheitelaufsatze verglichen, die sich nur durch dieses eine Merkmal unterschieden, sonst aber völlig übereinstimmten. Da wir alle möglichen Übergänge zwischen „halb so lang (als die Schirmhöhe), gerade, konisch" und „kurz, schief, zipfelförmig" (19, pag. 30) gefunden haben, können wir diesem Merkmale nicht jene Bedeutung beimessen, wie das seitens Haeckels geschah, und sind zur Überzeugung gekommen, daß es sich hier um verschiedene Formzustände einer und derselben Spezies handelt.

Sowohl der gerade als der schiefe Scheitelaufsatz können breit kegelförmig oder der ganzen Länge nach dünn sein und sind von einem blinden Kanal durchsetzt.

Die Form der Meduse ist sehr variabel, besonders beim Schwimmen, sie ist aber weder kugelig (wie bei *lineata*), noch zylindrisch (wie bei *cranoides*), sondern mehr oder weniger glockenförmig und der Scheitelaufsatz ca. $^1/_3$ so lang wie die Schirmhöhe. Der basale Bulbus des langen Tentakels ist dicker (ca. zweimal so dick) als die anderen, welche entweder keine oder gleichlange, wenig ausgebildete Fäden tragen. Der längere Faden hat deutliche, ringförmige Nesselbatterien und ist gewöhnlich kontrahiert (wenn ausgestreckt bis $1^1/_2$mal so lang als die Schirmhöhe). Drei Ocellen (am ausgebildeten Tentakel Ocellus nicht wahrnehmbar) purpurrot.

Haeckel beobachtete nur junge Exemplare bis 2 *mm* Schirmhöhe, wir fanden auch geschlechtsreife Tiere mit einer wohl ausgebildeten ringförmigen Gonade, die nur den untersten Teil des zylindrischen bis eiförmigen Magens frei läßt. Die Länge des Magens variiert sehr, derselbe kann aus der Schirmhöhle etwas hervorragen oder kürzer sein, bis zu $^1/_3$ der Schirmhöhe. Der Mund-

rand ist einfach, rundlich, mit wenigen Nesselzellen besetzt. Bei den meisten Exemplaren konnten wir die von Hartlaub (25, pag. 80) als „bürstenartiger Besatz von kleinen, verdickt endigenden Stäbchen" bezeichneten Bildungen konstatieren, die nach unserer Meinung nichts anderes als gestielte Nesselzellen sind.

Im großen und ganzen gilt also das von Mayer für die atlantische Form Gesagte auch für die bisher noch viel zu wenig untersuchte mediterrane Form.

Schirmhöhe: bis 5·4 *mm* (samt Scheitelaufsatz),
Schirmbreite: bis ca. 3 *mm*.

Färbung: Bei auffallendem Licht Magen und langer Tentakel violett, Bulben und Kanäle zitronengelb schimmernd, bei durchfallendem Licht Magen und langer Tentakel bräunlich.

Vorkommen: Jänner bis Mai, vom Februar an mit Gonaden.

Steenstrupia aurata Mayer 1910
Euphysa aurata Forbes 1848
Euphysa mediterranea + *aurata* Haeckel 1879
Corymorpha nana Alder 1857
Corymorpha nana + *aurata* Hartlaub 1907.

Die in Triest vorkommende Codonide, die mit *Euphysa mediterranea* Haeckel identisch ist, entspricht vollkommen der Diagnose von Hartlaub (25, pag. 81), der ebenfalls die mediterrane Form beobachtete und als *Corymorpha aurata* = *Euphysa aurata* = *Euphysa mediterranea* Haeckel beschrieb.

Während Graeffe nur einmal junge Stadien mit unentwickelten Gonaden fand, haben wir diese Meduse wiederholt in den verschiedensten Entwicklungsstadien gefunden, und die jüngsten Formen sahen so aus wie *Corymorpha nana* Alder; eine Gallert-Verdickung im Scheitel tritt erst bei Individuen von ungefähr 1 *mm* auf, kleinere Formen sind halbkugelig, mit gleichmäßig dicker Gallerte. Bei geschlechtsreifen Exemplaren kann die Gallerte am Scheitel so dick sein, daß derselbe etwas vom Schirme durch eine Abschnürung abgesetzt ist. Bei weiblichen Exemplaren konnten wir die ganz eigentümliche Struktur des Ovariums konstatieren, die mit der Hartlaubschen Beschreibung übereinstimmt. Das Manubrium trägt keinen oralen Nesselkranz, wie Hartlaub behauptet, was übrigens wahrscheinlich eine irrtümliche Angabe ist, da in der Genusdiagnose der Mangel einer oralen Nesselarmatur hervorgehoben wird. Nach Mayers Diagnose sollten die Nesselringe des ausgebildeten Tentakels undeutlich sein, was nicht zutrifft; ist der Tentakel kontrahiert,

so treten die Ringe nicht deutlich hervor, wohl aber wenn er ausgestreckt ist, was allerdings nicht häufig zu beobachten ist. Bei ganz jungen Exemplaren mit kleinen, dicht aneinanderliegenden Nesselzellen an der Exumbrella, sind die Nesselringe, wie schon HARTLAUB bemerkt, noch nicht ausgebildet. (Der Faden sah einmal glatt aus, obwohl derselbe ganz ausgestreckt, und zwar 5—6mal so lang als die Schirmhöhe war.)

Sehr charakteristisch ist der karminrote Fleck am oralen Ende des Manubriums, der auch bei sehr jungen Exemplaren deutlich sichtbar und ein gutes Erkennungsmerkmal für diese Form ist.

Schirmhöhe: 3 *mm*,
Schirmbreite: 2 *mm*.

Färbung: Bulben bei auffallendem Lichte zitronengelb schimmernd, bei durchfallendem Lichte dunkelbraun. Orales Ende des Manubriums und manchmal auch der Ringkanal karminrot, Eier gelblich, sonst farblose Gonade.

Vorkommen: Februar bis Juli, vom März an mit Gonaden.

Genus Dicodonium HAECKEL 1879 sens. ampl. = *Dicodonium* + *Dinema* HAECKEL 1879 = *Dicodonium* VANHÖFFEN 1891.

Dicodonium adriaticum GRAEFFE 1884

(Taf. I, Fig. 1).

Es wurde nur ein einziges, junges Exemplar im Mai gefunden, das mit GRAEFFES (17) Beschreibung im großen und ganzen übereinstimmt. (GRAEFFE fand diese Qualle im pelagischen Auftrieb vom Oktober). Unterschiede gegenüber der GRAEFFEschen Beschreibung sind folgende: Es sind nur zwei Tentakel und zwei einfache Bulben vorhanden, Ocellen lichtbraun, ohne Sinneshaare (nach GRAEFFE carmoisinrot, mit Sinneshaaren). Die vielen kleinen Bläschengruppen GRAEFFES halten wir für nichts anderes als exumbrellare Nesselzellen. Unsere Jugendform ist zirka halb so groß als die von GRAEFFE beschriebenen gonadentragenden Exemplare.[1])

Schirmhöhe: 1·84 *mm*,
Schirmbreite: 1·35 *mm*.

Färbung: Tentakelbulben und Magen dunkelbraun.

Vorkommen: im Mai.

Genus Sarsia LESSON 1843 = — VANHÖFFEN 1891 = — HARTLAUB 1907 = *Codonium* + *Sarsia* + *Syndictyon* HAECKEL 1879.

Sarsia gemmifera FORBES 1848
Sarsia siphonophora HAECKEL 1879

[1]) In unserer Abbildung Ocellen und exumbrellare Nesselzellen weggelassen.

Parena gemmifera Hartlaub 1907 *(in parte)*
Sarsia clavata Keferstein 1862
Sarsia clavata Graeffe 1884
Sarsia clavata Hartlaub 1907
(Taf. I, Fig. 2 u. 3).

Es ist auffallend, daß diese im Golfe von Triest regelmäßig im Mai und Juni massenhaft auftretende Form von Graeffe (17) in seinem Verzeichnis nicht beschrieben und nur die Jugendform als *Sarsia clavata* erwähnt wurde.

Der Schirm ist glockenförmig, oben leicht abgeflacht — größte Breite etwas über den Schirmrand —, manchmal aber auch fast zylindrisch: der lange, dünne, schlauchförmige Teil des Manubriums (bis viermal so lang als die Schirmhöhe) ist frei von Gonade und trägt oberhalb des Magens zahlreiche verschieden große Knospen, die nicht nach der Größe angeordnet sind und oft eine zweite und dritte Generation tragen. Das Chunsche Knospungsgesetz ist an der Meduse nicht erkennbar und es gelten hier die Erörterungen Mayers (39, I pag. 63) bei *Sarsia gemmifera* Forbes und (pag. 78) bei *Slabberia catenata* Forbes und Goodsir. Der kurze, eiförmige oder längliche Magen hat einen einfachen, rundlichen Mund.[1])

Die vier Tentakel in gestrecktem Zustande von variabler Länge, manchmal doppelt so lang als die Schirmhöhe, mit rundlichen Bulben an der Basis und dunkelrotem Ocellus, sind mit gegen das Ende angehäuften Nesselbatterien versehen, die abwechselnd Ringe und Halbringe bilden, und enden mit einem eiförmig-rundlichen Knopfe, ähnlich wie bei *Sarsia flammea* Hartlaub (25, pag. 14, Fig. 6). Nur ein kleiner, proximaler Teil des Fadens ist von Nesselbatterien frei. Apicalknopf rundlich.

Hartlaub (25, pag. 59) gibt für Triest *Parena gemmifera* Forbes (Syn. *Sarsia gemmifera*) an. Das Hartlaubsche Genus *Parena* begründet sich bekanntlich auf die mehrteilige, das Manubrium und den Magen s. str. umgebende Gonade, doch haben weder er noch Browne die Meduse nach ihrer Angabe in voller Geschlechtsreife gesehen und kann Hartlaub daher nur sagen, daß die Gonade wahrscheinlich(!) mehrteilig ist. Wir haben auch ganz erwachsene, geschlechtsreife Tiere gesehen und können mit voller Bestimmtheit behaupten, daß die Gonade einfach ist und nur den Magen s. str. umgibt. Nach Hartlaubs Einteilung des Genus *Sarsia* gehört

[1]) Anmerkung: Einmal wurden vier sehr deutliche Nesselknöpfe beobachtet und sind solche auch sonst manchmal angedeutet.

unsere Meduse wegen der Ausbildung des Manubriums der *Tubulosa*-Gruppe an, doch ist bei derselben der echte Magen nicht von der Gonade frei.

Unsere Form, die im allgemeinen ganz gut mit *Sarsia gemmifera* FORBES (nach MAYER) übereinstimmt, ist kleiner (zirka halb so groß). MAYER gibt Triest nicht als Fundort an, obgleich er *Sarsia gemmifera* mit *Purena gemmifera* HARTLAUB identifiziert.

Die Jugendformen (bis etwa 1 *mm* Schirmhöhe) (Fig. 3) haben einen halbkugeligen bis halbellipsoidischen Schirm, der schlauchförmige Teil des Manubriums bis $2^1/_2$mal so lang als die Schirmhöhe, und einen eiförmigen bis kugeligen Magen mit terminaler, runder Öffnung. Vom konischen, sich nach oben zu verjüngenden Apicalknopf zieht ein dünner Kanal zum Scheitel. Die vier manchmal sehr kurzen, dicken, öfters langen Tentakel haben große kugelige Ocellarbulben mit je einem dunkelbraunen bis schwarzen Ocellus. Nesselbatterien an den Tentakelenden meist in kleinen Wülsten und selten in Ringen auftretend. Medusenknospen an der Basis des Magens aufsitzend.

Da der Hauptunterschied zwischen *Sarsia gemmifera* und *Sarsia clavata* in der Größe und im Scheitelkanal besteht, wozu höchstens noch kleine Formunterschiede kommen, scheint es uns sicher, daß *clavata* eine Jugendform der *gemmifera* darstellt.

Größe und Form verändern sich mit zunehmendem Wachstum, indem die Glockenhöhe zunimmt; der Scheitelkanal ist nur selten in seinem ganzen Verlauf, vom Apicalknopf bis zum Scheitel zu verfolgen. Häufig verlängert sich der Apicalknopf zipfelförmig und der Fortsatz verliert sich gegen den Scheitel zu. Der Apicalknopf erscheint nicht rundlich wie bei den älteren Tieren, sondern zugespitzt.

Gesehen scheint *Sarsia clavata* bisher nur von KEFERSTEIN worden zu sein, und zwar jugendliche, nicht geschlechtsreife Exemplare. Was die von HAECKEL vermutete Synonymie mit *Stenyo decipiens* DUJARDIN betrifft, so halten wir mit HARTLAUB dieselbe für nicht wahrscheinlich. Die ALLMANsche nicht weiter benannte Art (1, pag. 83, Fig. 37) entspricht unserer *Sarsia gemmifera*. GRAEFFES Beschreibung läßt einen kritischen Vergleich nicht zu.

Wir können aber zusammenfassend sagen, daß die spärlichen Angaben der Autoren über *Sarsia clavata* in keiner Weise gegen unsere Annahme der Identität von *Sarsia clavata* und *gemmifera* sprechen.

Indem wir die Jugendformen von *Sarsia gemmifera* FORBES mit *Sarsia clavata* KEFERSTEIN identifizieren konnten, wird die

Vermutung Mayers (39, I., pag. 78) und Hartlaubs (25, pag. 51 bis 52) gegen Chuns Angaben bestätigt, daß *Sarsia clavata* eine echte *Sarsia* ist und nicht dem Genus *Dipurena* angehört.

Schirmhöhe: ca. 3 *mm*,
Schirmbreite: 2·7 *mm*.

Färbung: Tentakelbulben, Magen und Knospen, zuweilen auch Apicalknopf gelblichbraun, Ocellen purpurrot bis schwarz. Endknopf der Tentakel innen rötlich. Eier schwach ziegelrot.

Vorkommen: Vom Jänner bis Juli, geschlechtsreif im Mai und Juni. Zuerst nur Knospen, dann weniger oder keine Knospen, aber mit Gonaden.

Sarsia (Stauridiosarsia) producta Mayer 1910
Stauridium productum Wright 1858
Stauridium productum Hartlaub 1895, 1907.
(Taf. I, Fig. 4.)

Diese im Golfe von Triest ziemlich seltene Meduse entspricht fast vollständig der Schilderung Hartlaubs (23, 25). Ein Unterschied besteht nur darin, daß das Manubrium der Triester Form gewöhnlich etwas kürzer ist (höchstens ebenso lang wie die Schirmhöhe), ferner daß in vereinzelten Fällen Nesselzellen auf der Exumbrella vorkommen, und zwar in vier nicht scharf abgegrenzten Gruppen. Was die Gonade betrifft, ein wichtiges Erkennungsmerkmal für *Stauridium productum* Hartlaub, so war dieselbe in der Regel bei den uns vorliegenden Formen sehr wenig entwickelt — dieselben waren eben Jugendformen —; einige Male sahen wir jedoch die Gonade als eine das ganze Manubrium umgebende Anschwellung, von der Magenbasis bis zum Munde reichend.

Schirmhöhe: ca. 2 *mm*,
Schirmbreite: ebenso (also viel kleiner als nach Hartlaub und Mayer).

Färbung: Magen an beiden Enden rötlichbraun. Bulben gelbbräunlich, Ocellen dunkelpurpurn oder karminrot.

Vorkommen: Vom März bis November (im September mit Gonaden). Selten.

Bemerkung: Wir können uns in diesem Falle der Meinung Hartlaubs nicht anschließen, der *Stauridium productum* und *Sarsia eximia* als vollständig verschiedene Formen behandelt, und zwar aus dem Grunde, weil das Hauptmerkmal zwischen *Sarsia* und *Stauridium* — das Verhalten der Gonade in bezug auf das Manubrium — gerade für *Sarsia eximia* nicht gilt, und weil bei den

sekundären Merkmalen (Nesselarmatur des Mundes und der Exumbrella) seine Angaben im „Nordischen Plankton" mit seiner eigenen Beschreibung nicht übereinstimmen. Was den Apicalknopf betrifft, verweisen wir auf unsere Ausführungen bei *Sarsia gemmifera*, daß wir dem Vorhandensein oder Fehlen desselben keinen Wert beilegen, da wir letzteres für ein Jugendmerkmal halten. Unsere Abbildung (T. I, Fig. 4) entspricht der Hartlaubschen im „Nordischen Plankton" (pag. 54, Fig. 49). Die Abstammung von *Sarsia eximia* und *Stauridium productum* von ganz verschiedenen Polypen wurde durch Browne und Hartlaub festgestellt. Nach Mayer ist die Meduse eine *Sarsia*, aber der Hydroidpolyp, von dem sie abstammt, ist ähnlich *Stauridium*. Nach Hartlaub wäre sie als *Stauridium productum* zu bezeichnen. Mayer sagt jedoch, daß diese Meduse nicht als *Stauridium* bezeichnet werden könne, da nach Dujardin ein Polyp so genannt wird, von dem sich *Cladonema* abschnürt. Es sollen also die beiden Medusen nicht verschiedenen Genera angehören, sondern bloß zwei verschiedene Arten darstellen. In unserem Falle können wir die Meduse nicht mit voller Sicherheit identifizieren, doch spricht die Tatsache, daß in der Adria *Stauridium productum* als Polyp nachgewiesen, während *Syncoryne exima* bis jetzt nicht gefunden worden ist, dafür, daß es sich um *Sarsia (Stauridiosarsia) producta* Mayer = *Stauridium productum* Wright, Hartlaub handle.

Genus Slabberia Forbes 1846 = *Dipurena* McCrady 1857 = *Dipurena* + *Bathycodon* + *Slabberia (in parte)* Haeckel 1879 = *Dipurena* Vanhöffen 1891 = *Purena* + *Slabberia* Hartlaub 1907.

Slabberia halterata Forbes 1846, 48
Slabberia halterata L. Agassiz 1862
Dipurena halterata Haeckel 1879
Slabberia halterata Hartlaub 1907
Purena gemmifera Hartlaub 1907 *(in parte)*.

(Taf. I, Fig. 5.)

Schirm glockenförmig, etwas höher als breit, Gallerte dick, besonders am Scheitel. Manubrium in der Jugend zylindrisch bis kolbenförmig, mit breiter Basis, fast bis zum Schirmrande reichend; bei älteren Formen schlauchförmig, mit einer kugeligen bis tonnenförmigen Erweiterung am distalen Ende und zuweilen umgeschlagenem, scharfem Mundrande. Apicalknopf rundlich oder zylindrisch. Gonade einheitlich, fast das ganze Manubrium umgebend, nur den oberen Teil frei lassend. Eier stark hervortretend, mit deutlichem Kerne. Tentakel kurz, höchstens $^1/_3$ Schirmhöhe, dick, glatt, mit mächtigem länglichem Endknopfe; neben demselben zu-

weilen 1—3 Nesselspangen und Ringe. Tentakelbulben kegelförmig mit Nesselspange und auffallend großem, schwarzem oder dunkelpurpurrotem Ocellus.

Schirmhöhe: 4·3 *mm*,
Schirmbreite: 4·1 *mm*.

Färbung: Manubrium und Bulben dunkelbraun, Endknöpfe innen rötlichbraun, Mundrand zuweilen dunkelviolett.

Vorkommen: Im Oktober, in einzelnen Exemplaren.

Bemerkung: Obwohl für das Genus *Slabberia* Forbes die geteilte Gonade charakteristisch ist, bestimmen wir diese Meduse trotz ihrer einheitlichen Gonade als *Slabberia halterata*. Bei den uns vorliegenden Exemplaren ist die Abschnürung der Gonade vom Magen und das fortgesetzte Längenwachstum des Manubriums nicht erfolgt (Hartlaub, 25, pag. 58) und die zweite Gonade vom Magen noch nicht abgesetzt. Unsere Formen haben alle nur die erste Gonade, welche den unteren Teil des Magens vollkommen umhüllt. An den Radiärkanälen wurden keine Anschwellungen beobachtet.[1])

Hartlaub (25, pag. 63) „fand unter Material aus der Umgegend von Triest eine wohl hierher[2]) gehörige Art, deren Tentakel einen dicken, länglichen Terminalknopf, im übrigen aber keine Anschwellungen noch auch Nesselspangen irgend welcher Art besitzen (s. Fig. 58 *n*)". Höchst wahrscheinlich bezieht sich diese Bemerkung Hartlaubs auf die von uns wieder aufgefundene Form.

Genus Eucodonium Hartlaub 1907.

Eucodonium Browuei Hartlaub 1907
Dipurena sp. Browne 1896.
(Taf. I, Fig. 6.)

Schirm mehr als halbkugelig mit flachem Scheitelaufsatze, Magenstiel breit konisch, Magen konisch verjüngt, doppelt so lang wie der Magenstiel, über die halbe Schirmhöhe, mit zahlreichen Knospen an der Basis, Mundöffnung rundlich. Tentakel mit kleinen rundlichen Bulben, zirka halb so lang als die Schirmhöhe, mit mehr oder weniger abgesetztem Endknopfe, dicht mit Nesselzellen besetzt.

---

[1]) Der eine von uns (Neppi, 44 *a*) hat bei Untersuchung von Medusenmaterial aus der südlicheren Adria, worüber an anderer Stelle berichtet wird, die gleichen Formen gefunden und sich von der Richtigkeit obiger Ausführungen überzeugen können. Es handelt sich hier zumeist um größere Exemplare, wo die charakteristischen Anschwellungen an den Radiärkanälen deutlich ausgebildet sind.

[2]) (dem Genus *Slabberia* Forbes).

Schirmhöhe: ca. 1 *mm*,
Schirmbreite: ca. ebenso.

Färbung: Magen (in der Knospenregion), Bulben, Tentakelfaden (nur in der Nähe des Endknopfes) und Endknopfspitze dunkelbraun, Knospen und übriger Teil des Magens hellbraun.

Vorkommen: Im Oktober, selten.

Bemerkung: Unsere Form unterscheidet sich von den bisher beschriebenen Exemplaren nur durch das kürzere Manubrium und die viel kürzeren Tentakel, die aber dicker sind; Hartlaub (25, pag. 71) hat unter dem Material aus der Umgegend von Triest „eine winzige neue Sarsiade gefunden, die wie *Eucodonium* durch ein kurzes, knospentragendes Manubrium und Magenstiel der Gallerte ausgezeichnet ist". Auf eine nähere Identifizierung geht Hartlaub nicht ein. Wir halten unsere Form für identisch mit der von Hartlaub erwähnten, so weit die zu kurze Schilderung einen Vergleich zuläßt.

Genus Ectopleura L. Agassiz 1862 = — Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = — Hartlaub 1894, 1907.

Ectopleura Dumortieri (van Beneden 1844),
„ „ L. Agassiz 1862
„ „ Graeffe 1884
„ „ Hartlaub 1894, 1907
„ „ Mayer 1910.
(Taf. I, Fig. 7.)

Schirm mehr als halbkugelig, ebenso breit als hoch, mit einer trichterförmigen Vertiefung der Schirmgallerte (Nabel) am Scheitel. Vier Paare exumbrellarer, adradialer Nesselrippen, welche einerseits die Tentakelbulben umgeben, andrerseits sich am Scheitel vereinigen. Kein Magenstiel, Magen kolbenförmig, bis zum Schirmrande reichend mit einfacher, enger Mundöffnung. Zwei Tentakel mit quer verlängerten Bulben und kurzem, spiralig aufgerolltem Faden und zwei ebensolche Bulben. Keine Gonaden.

Schirmhöhe: 1·1 *mm*,
Schirmbreite: 1·2 *mm*.

Färbung: Tentakelfäden rötlich, Mund purpurrot.

Vorkommen: Im Oktober, selten.

Bemerkung: Mayer hält diese Form wegen der Zweizahl der Tentakel wahrscheinlich für identisch mit *Ectopleura minerva*

Mayer. Darüber können wir nicht entscheiden, weil bloß Jugendstadien zur Beobachtung gelangten; doch entspricht unsere Form dem von Mayer (39, I, Taf. 5, Fig. 4) abgebildeten Jugendstadium von *Ectopleura Dumortieri*, nur sind bei demselben alle 4 Tentakel gleich ausgebildet. Nach Mayer löst sich die Meduse mit 4 Tentakeln ab. Die Graeffesche Bemerkung über eine eiförmige *Ectopleura* „mit nur zwei Tentakelrudimenten in Form von fünf Warzen (17, pag. 22) bezieht sich wahrscheinlich auf die auch von anderen Autoren beobachtete Verzweigung der Tentakel. Wir haben darüber nichts genaueres beobachten können, da uns zu wenig Exemplare vorlagen.

Cladonemidae Gegenbaur 1856 = — Haeckel 1879

Genus Zanclea Gegenbaur 1856 = *Zanclea* + *Gemmaria* Haeckel 1879 = *Zanclea* Vanhöffen 1891 = *Zanclea* Hartlaub 1907.

Zanclea implexa Allman 1864
„ „ Hartlaub 1907
Gemmaria implexa Haeckel 1879
„ „ Graeffe 1884
„ „ Hargitt 1904

Von Graeffe (17) wurde als solche eine im Golfe von Triest ziemlich häufig vorkommende Meduse bezeichnet, die durch zwei mit gestielten Nesselknöpfen versehene Tentakel charakteristisch ist. Wir haben sowohl Jugendformen als reife Exemplare beobachtet, welch letztere sich nur durch das Vorhandensein der Gonaden und durch die Größe unterschieden. Sie haben immer nur zwei entwickelte Tentakel, keinen Magenstiel und eine dünne, gleichmäßig dicke Gallerte. Kleine Exemplare sind mit einer deutlichen exumbrellaren Nesselarmatur versehen. Unsere Meduse erinnert auch im reifen Zustande im Habitus sehr an die Jugendstadien (wie sie von Hartlaub (25) abgebildet werden) sowohl von *Zanclea gemmosa* McCrady (pag. 123, Fig. 118b) als auch von *Zanclea „implexa“* von Neapel (pag. 114, Fig. 104).

Nach Graeffe (17, pag. 21), der auch Exemplare mit wohl entwickelten Gonaden beobachtet hat, soll diese Meduse keine Metamorphose durchmachen, „indem schon ganz kleine, eben abgelöste Tiere die Form der ausgewachsenen zeigen“.

Nachdem unsere Form mit Bigelows *Zanclea gemmosa* (2. Taf. VII, Fig. 3) sehr gut übereinstimmt und wir immer nur zwei perradiale Tentakel beobachteten, mit welchen zwei kleine Tentakel-

bulben alternierten, schließen wir uns Bigelows (2, pag. 188) Meinung an, daß diese sich nicht zu Tentakeln entwickeln. Auch unsere Befunde bezüglich der Nesselbatterien der Tentakel stimmen mit den Ausführungen Bigelows überein. Vergl. Neppi (44*a*).

Was die erwachsenen Exemplare betrifft, so stimmt Mayers Diagnose der atlantischen Form mit unserer nicht ganz überein. Letztere ist nicht sphärisch (globular), sondern glockenförmig, etwas höher als breit und trägt keinen Scheitelaufsatz. Der Magen hat keinen Magenstiel; längliche Anschwellungen im mittleren Drittel der Radiärkanäle wurden nicht beobachtet. Unsere Befunde bestätigen die von Hartlaub (25, pag. 119) hervorgehobenen Abweichungen der Triester von der britischen Form.

Schirmhöhe: 1·54 *mm*,
Schirmbreite: 1·4 *mm*.

Färbung: Magen und Bulben grünlichbraun, Magenbasis rötlich.
Vorkommen: Mai bis Oktober, vom Juni an mit Gonaden.

Genus Eleutheria Quatrefages 1842 = — Haeckel 1879 = — Hartlaub 1907.

Eleutheria dichotoma Quatrefages 1842
„ „ (*non* Claparède) Haeckel 1879
„ „ Graeffe 1884
„ „ Hartlaub 1907

Geschlechtsreife Exemplare im Sommer und Herbst nicht selten beobachtet. Häufig Planulae an der Subumbrella gefunden. Kommt auch im Aquarium nicht selten vor.

Vorkommen: Vom Juli bis September.

Genus Cladonema Dujardin 1843 = — Haeckel 1879 = — Hartlaub 1907.

Cladonema radiatum Dujardin 1843
„ „ Keferstein und Ehlers 1861
„ „ Haeckel 1879
„ „ Hartlaub 1907
„ „ Müller 1908

Typische Herbst- und Winterform für den Golf. Wir haben diese Meduse so wie Graeffe häufig auch in den Aquarien vorgefunden und gezüchtet.

Oceanidae *sens.* Vanhöffen 1891 = *Tiaridae* + *Margelidae* + *Cannotidae (in parte)* Haeckel 1879.

Genus Stomotoca L. Agassiz 1862 = *Amphinema* + *Stomotoca* Haeckel 1879 = *Stomotoca* Vanhöffen 1891.

Stomotoca dinema L. Agassiz 1862
Amphinema titania + *apicatum* Haeckel 1879
Stomotoca apicata Mayer 1900.

(Taf. 1, Fig. 8.)

Schirm flach gewölbt, mit spitzem, mächtig entwickeltem, konischem Scheitelaufsatz, auf diesem gestielte Nesselbatterien wie bei *Steenstrupia rubra* Forbes. Magen mit sehr breiter Basis, nach unten konisch verjüngt, gleich bis doppelt so lang als die Schirmhöhe, mit vier kurzen einfachen Lippen. Zwei Tentakel mit konisch verlängertem Bulbus, zwei- bis sechsmal so lang als die Schirmhöhe, dazwischen jederseits zahlreiche (8—9) ganz kleine, durchsichtige, gleich große Tuberkel (also im ganzen 16—18). Vier interradiale Gonaden an der Magenbasis als vier Paar bohnenförmiger Längswülste ausgebildet, ähnlich der Abbildung Mayers (39, I, Taf. 10, Fig. 3).

Schirmhöhe: bis 2·3 *mm*,
Schirmbreite: bis 1·8 *mm*.

Färbung: Die zwei großen fadentragenden Bulben bläulichrosa.

Vorkommen: Juli bis Oktober, nicht sehr häufig; geschlechtsreif vom September an.

Bemerkung: Diese kleine Meduse steht der *Amphinema apicatum* Haeckel (Syn. *Stomotoca dinema* L. Agassiz nach Mayer) am nächsten, unterscheidet sich aber durch ihre geringere Größe, die Gestalt des Magens, der nicht scheibenförmig, sondern konisch nach unten verjüngt ist und mit breiter Basis der Umbrella aufsitzt (ein deutlich abgesetztes Mundrohr konnten wir im Gegensatze zu Haeckel nicht konstatieren) und durch die größere Zahl der Tuberkel (16—18 gegenüber 6). Die Länge der Tentakel scheint stark zu variieren (2- bis 6mal so lang als die Schirmhöhe).

Da diese an sich schon unwesentlichen Verschiedenheiten nach Mayers Diagnose zum großen Teil nicht mehr in Betracht kommen, so kann unsere adriatische Form mit der britischen *Stomotoca dinema* identifiziert werden. Mayer gibt für die Medusengattung *Stomotoca* als Polypen *Perigonimus* an. Bei Triest ist *Perigonimus steinachi* Jickeli gefunden worden, bei welchem nach Graeffe (17, pag. 18) die „Bildung der Gonophoren nicht beobachtet wurde".

Genus Turris Lesson 1843 = — Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = — Maas 1904 = *Turris (in parte)* Mayer 1910.

Turris cœca Hartlaub 1892

„ „ Maas 1904.

Diese im Golfe in den Wintermonaten häufig vorkommende Oceanidae, welche Graeffe (17) als *Tiara pileata* L. Agassiz bezeichnete, erwies sich bei genauerer Untersuchung als *Turris cœca* Hartlaub.

Die Diskussion über die Genera *Turris* und *Tiara* scheint uns trotz der umfangreichen Literatur noch immer nicht abgeschlossen.[1]) Wir schließen uns hier der Auffassung Maas' an (33), der als Hauptunterscheidungsmerkmal beider Genera das Vorhandensein oder Fehlen des interradialen Gitterwerkes bei den Gonaden ansieht.

Nach einer brieflichen Mitteilung scheint Hartlaub, der Autor von *Turris cœca,* seiner Sache nicht ganz sicher zu sein.

Diese Meduse, die im Verlaufe des Winters in zahlreichen Exemplaren verschiedener Größe (von 4·7—35 *mm* Schirmhöhe) gefunden wurde, erwies sich als stark variierend in bezug auf die ganze Form und insbesondere auf die des Scheitelaufsatzes, der spitz oder rundlich sein kann. Die Einschnürung unterhalb des Scheitelaufsatzes ist manchmal tief, manchmal sehr undeutlich. Was die Gonaden anbetrifft, so ist im allgemeinen die Darstellung Hartlaubs (21) zutreffend, während die Abbildung und Beschreibung seitens Maas' (33) unseren Befunden nicht entspricht. Wir haben nur einige Beobachtungen über junge Exemplare hinzuzufügen, die uns in großer Zahl, Hartlaub aber anscheinend nicht vorlagen. Bei den jüngsten Stadien tritt Faltenbildung der Magenwand nur in unmittelbarer Nähe zu beiden Seiten der Radiärkanäle auf, in Form einfacher Längsfalten, die sich erst später einbuchten. Sonst ist die Magenwand glatt. Mit zunehmender Faltenbildung beiderseits der Radiärkanäle treten in der glatten Partie der Magenwand kleine kraterähnliche oder hufeisenförmige Erhabenheiten auf, so daß dieselbe netzartig-grubig wird. In der Mitte sind dieselben am größten, nach den Rändern zu nehmen sie an Größe ab. Zwischen diesen Bildungen und den seitlichen, größeren, gelappten Falten ist nur in bezug auf die Größe ein Unterschied. Wenn man die einzelnen großen Falten isoliert und mit Nadeln auseinanderzieht, so

[1]) Ja nach Mayer (39, I, pag. 491) sind bereits beide Genusnamen *Tiara* und *Turris* nicht mehr anwendbar, da sie schon längst für die Bezeichnung von Molluskengenera benutzt wurden!

kann man beobachten, daß sich die kleinen Fältchen in die großen hinein fortsetzen. Bei größeren Exemplaren, wo die beiderlei Faltenbildungen stärker ausgebildet sind, hat der mittlere interradiäre Teil der Magenwand das Aussehen eines Gitterwerkes. Eibildung tritt schon sehr früh auf, wir konnten schon beim kleinsten Exemplare deutlich ausgebildete Eizellen beobachten. Die Ränder der Radiärkanäle und des Ringkanals sind mehr oder minder gekerbt, nur bei ganz jungen Exemplaren durchwegs oder teilweise glatt. Auch hat bei solchen die Verschmelzung der Radiärkanäle mit der Magenwand noch nicht stattgefunden.

Die Tentakelzahl schwankt bei unserer Form von 16—70 (mitgezählt die Tentakelanlagen); bei dem jüngsten Exemplare konnte man deutlich 8 wohl ausgebildete Tentakel und 8 Tentakelanlagen unterscheiden.

Bei der Neapler Form fand Hartlaub dagegen maximal bloß ca. 50 Tentakel.

Schirmhöhe: von 4·7—35 *mm*,
Schirmbreite: von 3·5—25 *mm*.

Färbung: Magenwand bei erwachsenen Exemplaren tief purpurrot, bei Jugendformen viel blasser bis rosa. Tentakelbulben ockergelb oder gelblich.

Vorkommen: Vom Dezember bis März, immer mit Gonaden.

Genus Pandea Lesson 1843 = — Haeckel 1879 = — Hartlaub 1892 = — Maas 1904.

Pandea spec.

(Taf. I, Fig. 9.)

Schirm glockenförmig, etwas breiter als hoch, mit dicker Gallerte, ohne Scheitelaufsatz. Magen sitzend, würfelförmig, $^1/_5$ Schirmhöhe, Mund vierlappig, 4 lange, spiralig aufgerollte Tentakel, halb so lang wie die Schirmhöhe, mit sehr dickem, konischem Bulbus, dazwischen 4 kleinere, interradiale Bulben und 8 noch kleinere adradiale. Die Gonaden scheinen an der Magenbasis als Anlage entwickelt zu sein.

Schirmhöhe: 1·8 *mm*,
Schirmbreite: ca. 2 *mm*.

Färbung: Magen und Bulben bräunlich.

Vorkommen: Einmal im März beobachtet.

Bemerkung: Es dürfte wohl eine *Pandeide* (Haeckel) ohne Magenstiel vorliegen. Die Bulben dürften nach unserer Annahme Tentakelanlagen sein. Im Mittelmeer kommen nach Mayer (39)

drei *Pandea*-Spezies vor; unsere Form könnte ein Jugendstadium von *Pandea violacea* Agassiz u. Mayer sein. Eine weitere Bestimmung ist nicht möglich, weil eine Jugendform mit nur angedeuteten Gonaden vorliegt.

Genus Tiara Lesson 1843 = — Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = — Maas 1904 = *Turris* Mayer 1910 *(in parte).*

Tiara tergestina n. sp.

(Taf. 1, Fig. 10.)

Schirm glockenförmig, mit hohem, spitzem Scheitelaufsatz, fast so lang wie die Schirmhöhe. Magen zylindrisch, den Schirmrand erreichend, Mund vierlappig. 2—8 lange, mehr oder weniger spiralig aufgerollte Tentakel bis $1^1/_2$ Schirmhöhe, mit unregelmäßig kolbenförmigem Bulbus und 1—2 kleine Bulben in jedem Quadranten mit deutlichem, ziegelrotem Ocellus; derselbe tritt bei den ausgebildeten Tentakeln weniger hervor und liegt seitlich. Die Tentakelzahl variiert auch bei den größten Individuen. Kurze Mesenterien.[1]) Gonaden in vier Polstern, die adradial hervortreten, mit großen, sehr deutlich ausgebildeten Eizellen. Auch Jugendstadien beobachtet mit ganz kleinem Scheitelaufsatze, exumbrellaren Nesselzellen, 2 Tentakeln und 2 Bulben, oder außerdem noch 4 Bulben, nicht genau interradial.

Schirmhöhe: 7 *mm* (samt Scheitelaufsatz),

Schirmbreite: 3·8 *mm*.

Färbung: Magen und Bulben bräunlich.

Vorkommen: Juli bis Oktober, vom August an mit Gonaden.

Bemerkung: Wir bezeichnen diese neue Form als *Tiara*, weil sie dem Maasschen Genus (1904) ganz gut entspricht. Nach der Mayerschen Nomenklatur müßte sie *Turris* heißen. Wir wollen uns in diesen Streit nicht einlassen, da es uns scheint, daß die ganze Sache einer gründlichen Durcharbeitung bedarf. (Siehe auch Fußnote pag. 19).

Hartlaub schickte uns eine Skizze einer nicht näher bestimmten *Tiara* aus Triester Material von 4 *mm* Totalhöhe, mit 8 Marginaltentakeln, bei welcher die Gonade in Gestalt von zwei glatten Polstern auf jeder interradialen Magenseite gut angelegt ist. Wir bezweifeln nicht, daß diese Meduse identisch mit der uns vorliegenden Form ist. Zu bemerken ist jedoch, daß das Hartlaub-

[1]) „Mesentherien" im Sinne Haeckels (19, pag. 42): „. . . in dem hier die 4 Magenkanten sich durch 4 perradiale Mesentherien mit der Subumbrella . . . verbinden."

sche Exemplar aus dem Mai (1902) stammt, während unsere Exemplare vom Juli ab bis Oktober gefunden wurden.

Tabelle zur Erläuterung des unregelmäßigen Tentakelwachstums.

(Wir unterscheiden: 1. ganz ausgebildete Tentakel, 2. als Tentakelanlagen erkennbare Bulben, 3. kleine, rundliche, durchsichtige Bulben mit besonders hervortretendem Ocellus.)

	Schirmhöhe (in Millimeter)	Tentakelzahl	Tentakelanlagen	Kleine rundliche Bulben
1.	1·12	2	2	—
2.	1·4	4	4	—
3.[1])	2·7	2	—	6
4.	3·24	4	—	4
5.	3·24	4	—	4
6.	3·78	4	—	4
7.	3·78	4	4	2
8.	4·32	6	2	3
9.[1])	4·86	2	—	6
10.	4·86	4	4	3
11.	5·13	4	—	4
12.	5·4	8	—	8
13.	7	7	—	5

Genus Cytaeis Eschscholtz 1829 = — Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = *Cytaeis* + *Podocoryne (in parte)* Hartlaub 1911.

Cytaeis exigua Haeckel 1879

Podocoryne carnea Grobben 1875

Podocoryne carnea Graeffe *(in parte)* 1884.

Podocoryne conchicola Philippi *(in parte)* Hargitt 1904.

(Taf. I. Fig. 11.)

Für diese Meduse ist die Konstanz der vier Tentakel, die primäre permanente Vierzahl der Mundgriffel sowie der Mangel an Knospen charakteristisch; sie ist also (nach dem ersten Hauptmerkmal) sicher eine *Cytaeis* und keine *Podocoryne* im Sinne Mayers (39).

Nach unseren Befunden wäre diese Meduse mit *Cytaeis tetrastyla* Eschscholtz im Sinne Haeckels zu identifizieren. Eschscholtz bildet jedoch diese Meduse nicht mit vier, sondern mit zahlreichen Mundgriffeln ab. Die neueren Autoren (Mayer, Van-

[1]) Besonders interessant erwiesen sich die mittelgroßen Exemplare 3. und 9., welche nur zwei sehr große Tentakel mit dickem, konischem Bulbus und 6 ganz kleine rundliche Bulben hatten.

HÖFFEN) betrachten die HAECKELsche Meduse als ein Jugendstadium einer *Cytaeis*-Form mit vielen Mundgriffeln. HARGITT hat auf Grund eigener Beobachtungen in Neapel festgestellt, daß die mediterrane Meduse von *Podocoryne carnea* SARS (= *Podocoryne carnea* GROBBEN) nie mehr als vier Tentakel hat und nennt dieselbe *Podocoryne conchicola* PHILIPPI *in parte*. Im übrigen stimmt HARGITTS Beschreibung für *Podocoryne conchicola* bis auf die Form überein, die meist nicht halbkugelig, sondern würfelförmig, oben flach ist.

GRAEFFE beschreibt, im Anschluß an *Cytaeis exigua*, *Cytaeis*-Formen mit 2—16 Randfäden, die aber nach unserer Meinung mit *Cytaeis* nichts zu tun haben, sondern wahrscheinlich den von uns gefundenen *Podocoryne*-Formen entsprechen.

Unsere Meduse ist in bezug auf die Form ziemlich variabel, indem der Schirm bald eiförmig, höher als breit, bald würfelförmig oben ganz flach erscheint. Die Form des Magens ist gleichfalls variabel, entweder konisch bis an den Schirmrand oder nur bis zur halben Schirmhöhe reichend oder ganz kurz, kugelig. Mundgriffel im ersten Falle manchmal nicht ausgebildet(?), nur kleine Nesselknöpfe am Mundrande wahrnehmbar, im zweiten und dritten Falle vier einfache, kurze, deutlich wahrnehmbare Mundgriffel. In der Regel vier zurückgeschlagene Tentakel, etwas kürzer als der Schirmdurchmesser, manchmal viel länger, $1^1/_2$—$2^1/_2$ mal den Schirmdurchmesser erreichend. Gonaden mit wenigen, deutlichen Eizellen. Unter vielen hunderten Exemplaren wurden zwei mit 6 und eins mit 7 Tentakeln gefunden. (Siehe Kapitel über Anomalien.)

Schirmhöhe: bis über 1 *mm* (ausnahmsweise 1·5 *mm*),

Schirmbreite: zirka ebenso.

Färbung: Magen, Bulben und Tentakelenden rotbraun.

Vorkommen: Das ganze Jahr hindurch mit und ohne Gonaden, am häufigsten in den Sommermonaten (Juni—August).

Cytaeis pusilla GEGENBAUR 1856
„ „ KEFERSTEIN u. EHLERS 1861.
„ „ HAECKEL 1879

Schirm eiförmig, etwas höher als breit; Magen zylindrisch, kürzer als der Magenstiel, die halbe Schirmhöhe erreichend. 10 Mundgriffel ebensolang wie der Magen. Gonaden am Magen (in 4 Wülsten?). 4 Tentakel, kontrahiert, mit großen, kugeligen Ocellarbulben.

Schirmhöhe: 0·62 *mm*,
Schirmbreite: 0·56 *mm*.

Bemerkung: Das einzige gefundene Exemplar ist, obgleich geschlechtsreif, viel kleiner (ca. 6mal) als das von Haeckel angegebene. Unterschiede bestehen sonst nur in der geringeren Zahl der Mundgriffel (10) und in den Tentakelbulben, die hier groß und rundlich sind. Nach Hartlaub (27, pag. 142) könnte *Cytaeis pusilla* Gegenbaur identisch sein mit *Cytaeis tetrastyla* Eschsch., doch ist der Magenstiel stärker entwickelt. Auf Grund eines einzigen Exemplars können wir die Frage nicht entscheiden. Wohl stimmen wir mit Hartlaub (27, pag. 144) darin überein, daß *Cubogaster dissonema* Haeckel nicht ein Jugendstadium von *Cytaeis pusilla* darstellen kann, wie Mayer (39, I, pag. 134) vermutet, denn außer den zwei entwickelten Tentakeln sind ja noch vier Bulben vorhanden.

Genus Podocoryne Sars 1846 = *Dysmorphosa* + *Cytaeandra* Haeckel 1879 = *Dysmorphosa* Vanhöffen 1891 = *Podocoryne* Mayer 1910. = *Podocoryne* Hartlaub 1911 *(in parte)*.

Podocoryne minuta Mayer 1910
Podocoryne carnea Sars 1846
Bougainvillea mediterranea Busch 1851
Dysmorphosa carnea Haeckel 1879
Podocoryne carnea Graeffe *(in parte)* 1884
Dysmorphosa minuta Mayer 1900
Cytaeis minima Trinci 1903
Dysmorphosa minuta Trinci 1904.
(Taf. I, Fig. 12, Taf. II, Fig. 13a, 13b.)

Schirm halbkugelig, etwas breiter als hoch, mit verschieden hohem rundlichen Scheitelaufsatz. Besonders in bezug auf denselben zeigt die Meduse viele Variationen, da er manchmal sehr hoch, manchmal ganz flach erscheint. (Kontraktionszustände? Fig. 13a u. 13b.) Magenstiel kurz, konisch, Magen zylindrisch, gewöhnlich halb so lang als die Schirmhöhe, vier Mundgriffel bedeutend kürzer als der Magen; an demselben neben den Gonaden sehr oft auch Medusenknospen (mit 4 entwickelten Tentakeln [Fig. 12]: nur Knospen, oder Gonaden und Knospen: mit 8 Tentakeln auch Gonaden allein). Acht Tentakel, gleich groß, manchmal sogar länger als die Schirmhöhe, an der Insertionsstelle rundliche Bulben. Tentakel hinfällig, deren Länge und Dicke sehr variabel.

Schirmhöhe: bei 4 Tentakeln unter 0·5 *mm*,
„ 8 „ bis über 1·5 *mm*,
Schirmbreite: zirka ebenso.

Färbung: Bulben und Knospen bräunlich.

Vorkommen: März bis Oktober, am häufigsten im Juli und August.

Bemerkung: Unsere Form stimmt mit der neapolitanischen nach der Beschreibung von Trinci (54, 55) ganz gut überein, nur ist sie bedeutend größer. Blaues Pigment am Magen und an den Bulben nicht beobachtet.

Es wurden auch einige Exemplare mit vier längeren und vier kürzeren Tentakeln beobachtet, die wir für ein Übergangsstadium halten.

Hartlaub (27) beschreibt unter dem Namen *Lizzia blondina* eine Meduse aus Triest, die wir für identisch halten mit unserer *Podocoryne minuta*, weil wir das *Dysmorphosa*-Stadium (8 einfache Tentakel) als Endstadium betrachten und die Jugendform 4 Tentakel aufweist.

Podocoryne Hartlaubi n. sp.

(Taf. II, Fig. 14.)

Spezies-Diagnose: Schirm glockenförmig, ebenso hoch als breit, Magenstiel kurz, breit konisch, Magen würfelförmig, die Hälfte der Schirmhöhle erfüllend; vier Mundgriffel halb so lang wie der Magen. Ca. 18 Tentakel von verschiedener Länge: acht lange dicke Tentakel, ungefähr halb so lang wie die Schirmhöhe und zwischen je zwei langen ein bis drei viel kürzere, dünne Fäden. Bulben rundlich, klein. Gonaden nur am Magen oder sowohl an demselben als am Manubrium.

Schirmhöhe und Schirmbreite ca. 2 *mm*.

Färbung: Die acht dickeren Bulben stark dunkelbraun, Magen dunkelbraun gefleckt, Gonaden gelblichbraun.

Vorkommen: Im Dezember und Jänner, selten.

Bemerkung: Diese neue Form steht unter den bereits bekannten *Podocoryne*-Arten der *Podocoryne areolata* Hincks am nächsten, unterscheidet sich aber von ihr durch die ungleiche Länge der Tentakel der geschlechtsreifen Tiere und durch die unverästelten Mundgriffel.

Genus Turritopsis Mc Crady 1843 = — Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = — Hartlaub 1911.

Turritopsis nutricula McCrady 1857

Oceania (Turritopsis) nutricula McCrady 1856

Oceania polycirrha Keferstein 1862

Turritopsis polynema Haeckel 1879

Turritopsis polycirrha Hartlaub 1897
?Cytaeis polystyla Will 1844
Modeeria multitentaculata Fewkes 1881
Modeeria nutricula Fewkes 1882.

Diese kleine Meduse ist durch das eigentümliche blasige Gewebe der Magenbasis leicht kenntlich. Der Schirm ist glockenförmig, etwas breiter als hoch, oben flach, der Magen würfelförmig mit vier Kanten, bis zum Glockenrande reichend. Magenbasis sehr breit (besteht aus großen, klaren Zellen, die den Anblick eines Maschenwerkes bieten) (Keferstein). Vier kurze Mundlippen mit zahlreichen knopfförmigen, kurzgestielten Nesselbatterien. Tentakel bis 32, von gleicher Länge, ca. $1^1/_2$ mal die Schirmhöhe, am Ende manchmal leicht keulenförmig verdickt. Gonaden vier Lappen bildend, mit glatter Oberfläche, den distalen Teil des Magens einnehmend (den oberen Teil des Magens nimmt das zellige Gewebe ein). Ocellen klein, rostfarbig, an der Außenseite der Tentakelbulben und vier ebensolche Flecke am Magen in der Gonadenregion, interradial. Auch Jugendformen mit 8 Tentakeln und deutlichem, rostfarbigem Ocellus beobachtet. Solche sind mit exumbrellaren Nesselzellen versehen.

Schirmhöhe: bis 2·7 *mm*,
Schirmbreite: bis 3·2 *mm*.

Färbung: Magen und Tentakel bräunlich.

Vorkommen: Juli bis Oktober, vom August an mit Gonaden, geschlechtsreif im September.

Wir stimmen Keferstein und Hartlaub gegenüber Fewkes bei, daß es sich hier bei dem eigentümlichen glashellen, blasigen Gewebe nicht um einen Magenstiel handle, weil auch bei unserem Material die Radiärkanäle sich nicht in das geschilderte Gewebe fortsetzen. Mayer (39, I, pag. 143) gibt für die Gattung *Turritopsis* als charakteristisch an „the remarkable development of vacuolated, entodermal cells lining the courses of the 4 radial canals above the stomach“ und sagt ferner (39, I, pag. 144) bei der Beschreibung von *Turritopsis nutricula*, daß „these cells are indeed only the entodermal walls of the radial canals (plate 15, fig. 13)“.

Wir glauben unsere Form mit der *Turritopsis nutricula* Mc Crady (Syn. *Oceania polycirrha* Keferstein) identifizieren zu können, obwohl folgende Unterschiede vorliegen: 1. in der allgemeinen Form (hier breiter als hoch, dort höher als breit), 2. in der Zahl der Tentakel (hier bis 32, dort bis 48 trotz geringem

Größenunterschied). Diese Unterschiede sind gegenüber der von Mayer (39) als *Turritopsis nutricula* beschriebenen amerikanischen Form, die er mit der *Turritopsis polycirrha* Hartlaub identifiziert, noch höher ausgesprochen als gegenüber der europäischen Form. Außerdem sollen die Ocellen nach Mayer (39, I, pag. 143) bei der Gattung *Turritopsis* „upon the inner (axial) side of each tentacle, adjacent to the tentacle-bulbs" sein, während wir dieselben an der Außenseite beobachteten.

Wir halten es jedoch trotz dieser kleinen Abweichungen für wahrscheinlich, daß die amerikanische mit der europäischen Form identisch ist. Hartlaub (27) hält die *Turritopsis polycirrha* gegenüber der *Turritopsis nutricula* aufrecht, trotzdem er selbst bemerkt, daß die meisten Autoren die große Ähnlichkeit beider Formen betonen. Unsere Meduse hat keine besonders breiten Radiärkanäle und bei Jugendformen ist das vakuolisierte Gewebe an der Magenbasis vierteilig (interradial eingekerbt).

Die von Will (60) als *Cytaeis polystyla* beschriebene, ebenfalls in Triest beobachtete Meduse wird sich wohl auf dieselbe Form beziehen.

Genus Thamnostoma Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = — *Lymnorea* Mayer 1910 *(in parte).*

Thamnostoma dibolia Haeckel 1879
„ „ Graeffe 1884
Lizzia dibalia Busch 1851.

(Taf. II, Fig. 15.)

Schirm glockenförmig, etwas höher als breit. Magenstiel kurz, konisch, Magen zylindrisch bis ellipsoidisch, zirka bis zur halben Schirmhöhe reichend. 4 dicke Mundgriffel 2—3mal dichotom verästelt (die dritte Gabelung bloß durch die Zweiteilung des Endknopfes angedeutet). 8 Tentakel, gleich lang, von zirka halber Schirmhöhe und mehr, mit einem spornartigen Fortsatze nach innen, unterhalb der rundlichen Bulben, welcher den intensiv schwarz gefärbten, großen Ocellus trägt. Gonaden als vier halbkugelige Wülste fast die ganze Länge des Magens einnehmend; große deutliche Eier.

Schirmhöhe: 3·5 *mm*,
Schirmbreite: 3 *mm*.

Färbung: Magen und Bulben dunkelbraun.
Vorkommen: September—Oktober, selten.

Bemerkung[1]): Abweichungen von Haeckels Diagnose sind: das Vorhandensein eines Magenstiels, die Gleichheit der Tentakellänge, das Fehlen von sitzenden Ocellen, die geringere Größe ($^1/_2$ so groß). — Der ocellustragende Fortsatz legt sich bei der Konservierung dem Tentakel so nahe an, daß der Ocellus fast letzterem anzugehören scheint; es ist aber an einem und demselben Tentakel nur ein Ocellus vorhanden, der unterhalb des Bulbus zu liegen kommt und sowohl axial als abaxial deutlich hervortritt.

Genus Lymnorea Péron et Lesueur 1809 = — Haeckel 1879 = — Vanhöffen 1891 = — Bigelow 1909 = *Lymnorea* Mayer 1910 *(in parte)* = *Lymnorea* Hartlaub 1911.

Lymnorea sp.

(Taf. II, Fig. 16.)

Schirm flach gewölbt, fast doppelt so breit als hoch, Magen vierseitig pyramidal, bis zu einem Drittel der Schirmhöhe reichend, vier kugelige Gonaden, vier Mundgriffel, kurz kontrahiert, zweimal nicht ganz regelmäßig dichotom verästelt, sehr ähnlich wie bei *Lymnorea alexandri* Mayer (Mayer: 39, I, Taf. 15, Fig. 4—9), jedoch Nesselbatterien nicht deutlich. Tentakel 16, kurz, mit ovalen Bulben an der Basis.

Schirmhöhe: 2·97 *mm*,
Schirmbreite: 4·86 *mm*.

Vorkommen: Im Oktober, selten.

Bemerkung: Bei Vergleich mit der Abbildung Mayers für *Lymnorea alexandri* fällt als Hauptunterschied die Schirmform auf, welche bei unserem Exemplar viel flacher ist, dazu kommt noch die geringere Zahl der Tentakel (16) und das Fehlen der Ocellen; sonst stimmt die Form des Magens, der Mundgriffel und der Gonaden sehr gut überein. Das gleiche gilt auch für die der *Lymnorea alexandri* sehr ähnliche *Lymnorea ocellata* Agassiz und Mayer.

Broch gibt für seine *Lymnorea norvegica* gleiche Höhe und Breite der Glocke an, Gesagtes bezüglich Gonaden und Tentakelzahl, Magen und Mundgriffel würde stimmen. Von *Lymnorea borealis* Mayer unterscheidet sich unsere Form durch die größere Breite, den kürzeren Magen und die geringere Zahl der Tentakel. (Nach

[1]) Wir stimmen Hartlaub (27, pag. 226) vollkommen bei, der erklärt, daß „diese von Haeckel als ‚*Thamnostoma*‘ angeführten Arten durchaus mit Unrecht zum Genus *Lymnorea* gestellt werden“. Wir halten im Gegensatze zu Mayer die Trennung der Genera *Lymnorea* und *Thamnostoma* für durchaus begründet, indem wir auf die Form der Mundgriffel großes Gewicht legen.

Mayer ist seine *Lymnorea borealis* wahrscheinlich mit *Lymnorea norwegica* Broch identisch, während Hartlaub (27) eine solche Identität leugnet und selbst die Zugehörigkeit letzterer zur Gattung *Lymnorea* bezweifelt.)

Nach Bigelow (2) reichen die Unterschiede zwischen den vier bisher beschriebenen Spezies kaum hin, um die einzelnen Arten auseinander zu halten.[1])

Wir wollen vorläufig die Frage nach der Speziesbezeichnung offen lassen, da es uns bei dem gegenwärtigen Stande der Kenntnisse über *Lymnorea* (wie oben erwähnt) nicht am Platze scheint, eine neue *Lymnorea*-Spezies zu gründen, um so mehr als uns nur ein einziges Exemplar vorliegt, obwohl es von allen bisher geschilderten abweicht. Am nächsten steht unsere Meduse noch der *Lymnorea alexandri* Mayer.

Genus Bougainvillia Lesson 1836 = *Lizusa* + *Hippocrene* + *Margelis* Haeckel 1879 = *Bougainvillia* Hartlaub 1897 = *Bougainvillia* Hartlaub 1911.

Bougainvillia autumnalis Hartlaub 1897
? Bougainvillia carolinensis Allman 1872
„ *ramosa* Van Beneden 1897
„ *gibbsi* Mayer 1900
„ *ramosa* Hartlaub 1911
„ „ *var. nana* Hartlaub 1911
„ *triestina* Hartlaub 1911.
(Taf. II, Fig. 17, 18, 19, 20, 21a, 21b.)

Graeffe (17) beschreibt unter der Bezeichnung *Margelis* Medusen, die nach Hartlaub als *Bougainvillia* zu bestimmen sind. Eine *Margelis*-Form mit einfachen Mundgriffeln und zwei Fäden in jedem Tentakelbündel beschreibt er als die Meduse von *Bougainvillia muscus* Allm., von den anderen fünf *Margelis*-Formen hat er nur „medusoide" Tiere im Plankton gesehen. Vier Margelisformen Graeffes stimmen mit den von uns beobachteten Entwicklungsstadien von *Bougainvillia* überein, während die *Margelis* V-Form zu einem ganz anderen Genus, das wir ebenfalls beobachtet haben, nämlich *Rathkea*, gehört.

[1]) Anmerkung: Mayer hat in der Gattung *Lymnorea* sowohl das Genus *Lymnorea* als *Thamnostoma* Haeckel aufgenommen und beschreibt „fünf" verschiedene *Lymnorea*-Arten. (2 *Thamnostoma* nach Haeckel und 3 *Lymnorea*, indem er *Lymnorea borealis* von *Lymnorea norwegica* nicht trennt.)

Das von uns beobachtete Entwicklungsstadium, welches der *Lizusa octocilia* Haeckel entspricht (Fig. 18), würde mit der aus *Bougainvillia muscus* knospenden Meduse übereinstimmen. Die *Margelis* I, II und III-Form entsprechen weiteren Entwicklungsstadien mit einmal dichotom verästelten Mundgriffeln, die sich durch verschiedene Zahl der Tentakel in den Tentakelbündeln unterscheiden (Fig. 19). Die *Margelis* IV-Form ist ein weiteres Stadium mit zweimal dichotom gespaltenen Mundgriffeln und gewöhnlich vier Tentakeln an jedem Bulbus (Fig. 20). Wir haben noch ein weiteres Entwicklungsstadium beobachtet mit dreimal dichotom gespaltenen Mundgriffeln und Tentakelbündeln mit höchstens sechs Tentakeln, das Graeffe (17, pag. 17—18) entgangen zu sein scheint (Fig. 21a). Diese Entwicklungsstadien sind durch Übergänge miteinander verbunden, indem wir z. B. sahen, daß bei zwei Exemplaren ein Mundgriffel bereits einmal dichotom verästelt war, die anderen aber noch einfach oder wie bei dreimal dichotom verästelten Mundgriffeln (Fig. 21b) die dritte Spaltung in allen Ästen nicht durchgeführt war.

Außerdem beobachteten wir ein ziemlich häufiges *Cytaeis*-Stadium (Fig. 17) mit einfachen Mundgriffeln und einfachen Tentakeln, welches vom *Genus Cytaeis* sich dadurch unterscheiden läßt, daß bei jungen *Bougainvillia*-Exemplaren die Ocellen ganz deutlich, häufig auch bei konserviertem Material zu sehen sind. (Nach Hartlaub (27) löst sich *Bougainvillia ramosa* (Syn. *B. autumnalis*) mit 2 Tentakeln und 2 Ocellen an jedem Bulbus ab.)

Die Form des Schirmes, der glockenförmig, ungefähr ebenso hoch als breit ist, variiert während der Entwicklung nicht; bezüglich des Magens möchten wir sagen, daß sowohl die Länge als die Form sehr variabel sind; zuweilen ist derselbe ganz kurz und reicht höchstens bis zur halben Schirmhöhe. Die Form schwankt von der zylindrischen bis zur breit konischen und bei fortschreitender Entwicklung der Gonaden erscheinen vier unregelmäßig gelappte Anhänge, die den Magen an der Basis umgeben (Fig. 21a). Einmal wurde beobachtet, wie die mit Nesselzellen umhüllten Eier einzeln an einem kurzen Stiele hängend im Begriffe waren sich loszulösen. Die Mundgriffel entspringen etwas oberhalb des Mundrandes und sind am Ende deutlich geknöpft. Zwischen der Zahl der Tentakel und der Mundgriffelverästelung scheint insofern eine Beziehung zu bestehen, als mit zunehmender Verästelung der Mundgriffel auch die Zahl der Tentakel zunimmt, welche jedoch sogar bei geschlechtsreifen Individuen nur als Tentakelanlagen erscheinen können. Mayer (37) hat ähnliches bei *Bougainvillia gibbsi* gefunden, die er später

mit *Bougainvillia autumnalis* identifizierte, Markow (40) bei *Cytaeis octapunctata* vom Schwarzen Meere und Hartlaub (24) bei *Bougainvillia xantha*. Der Zahl der Tentakel, welche bis sechs steigt, entspricht die Zahl der dunkelroten Ocellen.

Schirmhöhe: bis 4 *mm*,

Schirmbreite: zirka ebenso.

Färbung: Die dicken, rundlichen Bulben, die Tentakelenden und der Magen rötlich.

Vorkommen: Das ganze Jahr hindurch[1]), größte geschlechtsreife Formen vom März bis Juni.

Bemerkung: Die im Triester Golfe vorkommende Form stimmt mit der Helgoländer Form Hartlaubs ganz gut überein (wie wir uns durch Vergleich mit helgoländischem Material, das uns gütigst vom Herrn Prof. Hartlaub überliefert wurde, überzeugen konnten), unterscheidet sich nur in folgenden unwesentlichen Punkten von derselben: Die Gallerte ist bei unserer Form in der Regel dünner, die Form höher, in jedem Tentakelbündel können bis 6 Fäden vorhanden sein.

Nach Mayer (39) unterscheidet sich *Bougainvillia carolinensis* Allman von *Bougainvillia autumnalis* Hartlaub durch die etwas schlankere Form des Schirmes und des Magens. Unsere adriatische Form nähert sich mehr der *Bougainvillia carolinensis* und es ist nicht ausgeschlossen, daß *B. autumnalis* und *B. carolinensis* eine und dieselbe Spezies aus verschiedenen Gegenden repräsentieren.

In den *„Margeliden"* des Nordischen Planktons, von denen uns Hartlaub gütigst einen Bürstenabzug vor dem Erscheinen des Werkes zur Verfügung stellte, beschreibt dieser Forscher eine neue Spezies von *Bougainvillia* unter dem Namen *Bougainvillia triestina* aus Triester Material. Da uns speziell von dieser Meduse sehr reichliches Material aus allen Altersstadien vorliegt, sind wir in der Lage, die Angabe Hartlaubs genau zu kontrollieren. Nach unserer Ansicht liegt hier keine neue Spezies vor, sondern die *Bougainvillia triestina* Hartlaub ist nichts anderes als eine Jugendform der *Bougainvillia autumnalis (ramosa)*. Hartlaub lagen nur wenige, kleine Exemplare vor, die er von uns erhielt, so daß seine neuen Speziesmerkmale Jugendmerkmale sind.[2]) („Mundgriffel gar nicht oder höchstens zweimal dichotom verästelt[3]) . . ., Marginal-

[1]) Graeffe fand seine Margelisformen im Herbst (Oktober), seltener im Frühjahr.

[2]) pag. 154.

[3]) Unrichtig ist daher auch die Fußnote Hartlaubs (27, pag. 153).

bulben mit höchstens vier sehr lang ausdehnbaren Tentakeln . . .“ Größe: etwa 2 *mm* Glockenhöhe.) Auch sonst haben wir noch einige Bemerkungen zur Diagnose Hartlaubs beizufügen: Zunächst existiert bei dieser Form kein die Gallerte durchsetzender Stielkanal, sondern es wird ein solcher in manchen Fällen bei konserviertem Material durch Faltenbildung der Gallerte vorgetäuscht, ferner ist die Form des Magens, wie oben schon erwähnt, sehr variabel und Ocellen fehlen nie.

Eine neue Spezies auf Grund einiger weniger konservierter Jugendexemplare aufzustellen, scheint unserer Ansicht nach nicht zulässig.

Dasselbe gilt von der Hartlaubschen *Bougainvillia ramosa var. nana:* wir können an dieser Stelle nur bemerken, daß die adriatische *Bougainvillia* in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien geschlechtsreif wird, indem schon Exemplare mit einmal dichotom verzweigten Mundgriffeln, ähnlich der Fig. 19, reife Eier aufweisen können. Der verschiedenen Größe der Eier können wir auf Grund des Studiums reichlichen Materials von dieser Meduse nicht jene Bedeutung zuschreiben, wie dies seitens Hartlaubs geschieht. Wir haben auch bei den größten Formen zahlreiche, kleinere Eier beobachtet.

Genus Lizzia Forbes 1846 = *Lizzia* + *Lizzella* + *Cubogaster* Haeckel 1879 = *Rathkea* Vanhöffen 1891 *(in parte)* = *Rathkea* Mayer 1910 *(in parte)* = *Lizzia* + *Lizzella* Hartlaub 1911.

Lizzia octostyla Haeckel

Dysmorphosa octostyla Haeckel 1879

Podocoryne octostyla Mayer 1910

?Cubogaster dissonema Haeckel 1879.

(Taf. II, Fig. 22).

Schirm fast kugelig, bei älteren Exemplaren mit flachem Scheitelaufsatze. Magenstiel kurz. konisch, Magen zylindrisch oder konisch, bis zum Schirmrande reichend, mit viereckiger Mundöffnung, immer mit Knospen, welche wieder Knospen tragen können. 4 Mundgriffelpaare, welche aus den vier Ecken des Magens. etwas oberhalb der Mundöffnung entspringen und an der Knospe schon deutlich hervorragen können. Bei Jugendformen 8 Tentakel mit dicken rundlichen Bulben bis ebenso lang wie die Schirmhöhe, bei älteren Exemplaren 4 perradiale Tentakelbündel von je 2 Fäden und 4 einfachen Tentakeln. Auch Übergangsstadien mit der bloßen

Anlage eines zweiten Fadens an einem oder an mehreren perradialen Tentakeln beobachtet. Keine Ocellen. Bei Individuen mit Tentakelbündeln neben den Knospen auch Gonaden, längs des ganzen Magens, vier flache Wülste bildend.

Schirmhöhe: ca. 1 *mm*,
Schirmbreite: zirka ebenso.

Färbung: Magen, Bulben, Gonaden und Knospen bräunlich.

Vorkommen: August—Oktober, im Oktober mit Gonaden.

Bemerkung: Wir betrachten diese Meduse als eine *Lizzia*-Spezies, obwohl je zwei einfache Mundgriffel auch als einmal dichotom verästelt aufgefaßt werden könnten. Bei den Formen mit verästelten Mundgriffeln tritt der Hauptstamm immer deutlich hervor, während bei unserer Meduse die Gabelung gleich am Ursprunge anzunehmen wäre. Nach Haeckel (19, pag. 70) „teilt sich jeder (anfänglich einfacher) Mundgriffel später gabelig . . .", während, wie oben erwähnt, bei den Medusenknospen die Mundgriffel ebenso ausgebildet sind wie bei älteren Individuen. Wir glauben also von 4 Mundgriffelpaaren sprechen zu können, d. h. von 8 Mundgriffeln, die paarig angeordnet sind. Die genaue Unterscheidung ist ungemein schwierig. Die bisher bekannten *Lizzia*-Spezies haben durchwegs vier Mundgriffel, also auch *Lizzia blondina* Forbes, die nach Hartlaub (sieh Bemerkung bei *Podocoryne minuta*) bei Triest vorkommen soll; unsere Form stellt darnach eine neue *Lizzia*-Spezies dar, von welcher bisher nur Jugendstadien mit einfachen Tentakeln bekannt waren, die von den Autoren (Haeckel, Mayer) früher zu anderen Gattungen gerechnet worden sind.

Hartlaub (27, pag. 144) zählt zur Gattung *Lizzia* auch *Podocoryne gracilis* Mayer mit 8 Mundgriffeln, und zwar wegen der Insertion der Mundgriffel, obwohl keine Tentakelbündel nachgewiesen sind. Unsere Meduse unterscheidet sich aber von *Podocoryne gracilis* Mayer durch die Lage der Mundgriffel, denn bei dieser Form liegen 4 perradial und 4 interradial (Mayer 39, I, pag. 142).

Wir haben in unserer vorläufigen Mitteilung (44) diese Meduse als *Podocoryne octostyla* Mayer bezeichnet, indem wir damals nur Jugendformen mit 8 einfachen Tentakeln beobachtet hatten; was die Lage der Mundgriffel betrifft, glauben wir mit Hartlaub (27), daß Haeckels Zeichnung wahrscheinlich ungenau ist.

Möglicherweise ist auch *Cubogaster dissonema* Haeckel mit unserer Form identisch; dagegen spricht weniger die geringere Zahl

der Tentakelfäden, die ja abgerissen sein können, als die Sechszahl der Bulben und das Fehlen eines Scheitelaufsatzes bei doppelter Schirmhöhe.

Genus Rathkea Brandt 1837 = Margellium + Rathkea Haeckel 1879 = Rathkea Vanhöffen 1891 (in parte) = Rathkea Mayer 1910 (in parte) = Rathkea Hartlaub 1911.

Rathkea Blumenbachii Brandt 1837
„ „ + R. octopunctata Haeckel 1879
„ „ + „ „ Mayer 1910
„ „ Hartlaub 1911
„ octopunctata Neppi u. Stiasny 1911
Margellium octopunctatum Haeckel 1879.
„ „ Linko 1904, 1907.
(Taf. II, Fig. 23.)

Es wurden drei Exemplare im März gefunden, wovon zwei mit vier Tentakelbündeln mit je drei Fäden und vier einfachen Tentakeln mit kleinem Bulbus, und das dritte mit acht Tentakelbündeln, wovon die vier perradialen je drei und die vier interradialen je zwei ausgebildete Tentakel aufwiesen; bei einem der letzteren aber, noch die Anlage eines dritten Tentakels. Bulben quer verlängert, im letzten Falle bei den vier fadenärmeren Tentakelbündeln fast ebenso groß wie bei den fadenreicheren. Bei allen drei Exemplaren fanden sich Knospen am Magen.

Schirmhöhe: 3·24 *mm*,
Schirmbreite: 2·86 *mm*.

Färbung: Magen und Bulben rötlichbraun, letztere dunkler.
Vorkommen: im März, selten.

Bemerkung: Nachdem bei einer und derselben Species das Aussehen der Tentakelbündel zweiter Ordnung so variiert, stimmen wir der von Vanhöffen, Mayer und Hartlaub durchgeführten Vereinigung der Gattungen *Margellium* und *Rathkea* bei. *Lizzia*- und *Lizzella*stadien haben wir nicht beobachtet.

Mayers genaue Beschreibung der atlantischen Meduse stimmt mit unserer Form vollkommen überein.

Wie schon erwähnt, dürfte die von Graeffe (17) als Margelis V-Form angegebene Meduse dieser Gattung angehören, obwohl das von Graeffe beobachtete Exemplar bei 1 *mm* Schirmhöhe zweimal dichotom verästelte Tentakel und Gonaden trug.

Genus Proboscidactyla Brandt 1838 = Dyscannota + Dicranocanna + Willetta + Proboscidactyla Haeckel 1879 = Proboscidactyla Maas 1905 = — Bigelow H. B. 1909 = — Mayer 1910.

Proboscidactyla ornata Browne 1904
Dyscannota dysdipleura Haeckel 1879
Willetta ornata Haeckel 1879.

(Taf. II, Fig. 24, Taf. III, Fig. 25.)

Schirm glockenförmig, mehr als halbkugelig, mit dicker Gallerte, besonders am Scheitel, kein Magenstiel, zuweilen subumbrellare Gallerte etwas hervorragend. Magen breit kegelförmig, mit gelapptem Mundrande, kurz, $^1/_5$—$^1/_2$ Schirmhöhe. 4—8—12 Tentakel mit rundlichem Bulbus, der subumbrellarwärts von einer Nesselspange umgeben ist. Faden gewöhnlich kurz, bis $1^1/_2$ Schirmhöhe erreichend, mit Nesselzellen dicht besetzt. Bei Jugendformen vier kurze Centripetalkanäle mit den Tentakeln alternierend, bei größeren Exemplaren solche zahlreicher, die längsten über den interradialen Tentakeln; Nesselzellengruppen am freien Ende, seltener auch im Verlaufe des Kanals angehäuft. Radiärkanäle bei Jugendformen einfach (Fig. 24), bei älteren Stadien mit 8 Tentakeln einmal gegabelt, beim einzigen Exemplar mit 12 Tentakeln Gabelung undeutlich, weil defekt. Was den Ringkanal betrifft, so glaubten wir jedenfalls einen solchen festzustellen, am lebenden und konservierten Material, trotz der gegenteiligen Angabe Brandts und Brownes (nach Mayer, 39). Schnitte haben wir jedoch nicht angefertigt. Gonaden interradial, einfach oder adradial stärker hervortretend, wie von Mayer (39, I, T. 20, Fig. 10) abgebildet. Deutliche Eier in schwankender Zahl, bei kleinen Exemplaren mit 4 Tentakeln weniger, doch größer.

Ein Endstadium mit 16 Tentakeln wurde nicht beobachtet.

Schirmhöhe: bei 4 Tent. bis 2·3 *mm*
„ 8 „ „ 2·75*mm*
Schirmbreite: bei 4 Tent. bis 1·9 *mm*
„ 8 „ „ 3·44*mm*
„ 12 „ „ 3·7 *mm*.

Färbung: Magen und Bulben stark dunkel-braun, Gonade heller.

Vorkommen: Oktober—Jänner, größte Exemplare im Dezember.

Bemerkung: Unsere Form entspricht im wesentlichen der *Proboscidactyla ornata* Browne nach Mayer und kleine Abweichungen können als Variationen aufgefaßt werden. Der Magen ist kürzer, der Mundrand nicht ausgesprochen vierlippig. Centripetalkanäle kommen nur bei größeren Exemplaren über die Verzweigun-

gen der Radiärkanäle, nach außen zu, zu liegen, während Mayer (39, I, pag. 190) gerade nur von der Jugendform sagt, daß „there is a cluster of nematocyst-cells upon the exumbrella immediately over each canal".

Bei der Jugendform mit 4 Tentakeln ist der Schirm etwas höher, die Exumbrella mit verstreuten Nesselzellen und es können völlig ausgebildete Gonaden vorkommen; öfters wurde am lebenden Tiere beobachtet, daß die Mundöffnung rundlich, ganzrandig erscheint und sich erst bei der Konservierung in Falten legt.

Diese Meduse ist bisher noch nicht in den europäischen Gewässern nachgewiesen worden. Es ist dies erstaunlich, weil wir dieselbe in den Monaten Oktober—Jänner in zahlreichen Exemplaren in den verschiedensten Entwicklungsstadien (besonders Jugendformen) gefunden haben.

B. Leptomedusae Haeckel 1866.

Thaumantiadae Gegenbaur 1856 = Thaumantiadae + Cannotidae (in parte) Haeckel 1879.

Genus Thaumantias Eschscholtz 1829 = Thaumantias Gegenbaur (in parte) 1856 = Tetranema + Thaumantias Haeckel 1879 = Thaumantias Hartlaub 1905.

Thaumantias hemisphaerica Eschsch. 1829

Thaumantias hem. + T. lineata Forbes 1848 (nach den besten Abbildungen).

Thaumantias hemisphaerica Haeckel 1879

Phialidium hemisphaericum Mayer (in parte) 1910.

(Taf. III, Fig. 26.)

Schirm glockenförmig, ungefähr ebenso hoch wie breit, Magen klein, stark gefaltet und weit, Mund mit vier kurzen zweigespaltenen Mundlappen, Gonaden kolbenförmig, im proximalen Teil der Radiärkanäle, den Schirmrand nicht berührend. Tentakel 18—36 mit langem, dickem Faden (beiläufig von Radiuslänge) und rundlichem, nicht scharf abgesetztem Bulbus. Ocellen dunkelrot.

Schirmhöhe: 5·1 *mm*.

Schirmbreite: 5·4 *mm*.

Vorkommen: Juni und Oktober.

Bemerkung: Wir bestimmen diese *Thaumantias* als *hemisphaerica*, obwohl folgende Abweichungen von der Eschscholtzschen vorliegen (von den übrigen bekannten Formen weicht sie noch mehr

ab): in der Form des Schirmes, der nach Haeckel doppelt so breit als hoch ist, in der Form der Mundlappen und in der Größe, da nach Haeckel die Schirmhöhe 10—12 *mm*, die Schirmbreite 20 bis 24 *mm* messen.

Haeckel (19, pag. 128) identifiziert diese Meduse mit *Thaumantias hemisphaerica* Forbes, sagt aber in der speziellen Beschreibung, daß sie „sehr ähnlich dem *Phialidium variabile*, mit dem sie sehr oft verwechselt wurde", ist. Mayer nimmt an, daß die meisten *Thaumantias* der älteren Autoren (vor Gegenbaur 1856) der Gattung Phialidium angehören, indem die Randbläschen übersehen wurden. Browne findet es höchst wahrscheinlich, daß *Thaumantias hemisphaerica* Forbes und anderer ein *Phialidium* ist, und zwar auf Grund seiner eingehenden Studien über die Gattung *Phialidium* der englischen Küste. Mayer hat selbst diese atlantische Meduse mit der mediterranen, von Metschnikoff als *Clytia flavidula* beschriebenen verglichen und nennt die beiden *Phialidium hemisphaericum*.

Für uns besteht kein Zweifel, daß die Triester Form eine echte *Thaumantias* ist, da sie keine Randbläschen hat.

Die einzige nach Mayer bisher bekannte mediterrane *Thaumantias*, *Thaumantias maeotica* Ostroumoff, die er nach in Neapel gesammelten Jugendexemplaren abbildet, stimmt mit unserer Form nicht überein.

Genus Laodicea Lesson 1843 = Thaumantias Gegenbaur (in parte) 1856 = Octonema + Laodice Haeckel 1879 = Laodice Maas 1904, 1905.

Laodicea cruciata L. Agassiz 1862 sens lat. Mayer 1910.
„ cruciata + calcarata + ulothrix + salinarum Haeckel 1879.
Thaumantias mediterranea Gegenbaur 1856.
Laodice cruciata Graeffe 1884.

(Taf. III, Fig. 27, 28, 29.)

Schirm flach gewölbt, uhrglasförmig (bei Jugendstadien hochgewölbt), mehr als doppelt so breit wie hoch. Magen vierkantig, ungefähr halb so lang wie die Schirmhöhe, ohne Magenstiel; Mundlappen kurz, nicht gefaltet, ungefähr gleich dem Durchmesser der Magenbasis. Gonaden nicht krausenförmig, sondern kolbenförmig, in allen Fällen nur den proximalen Teil der Radiärkanäle (mehr als die Hälfte) einnehmend, die weiblichen Gonaden (mit deutlichen, großen Eiern) sehen gekerbt aus. Tentakel 20—30,

meist kürzer als der Schirmdurchmesser, an der Basis mit Bulbus und bei jungen Exemplaren mit deutlichem schwarzem Ocellus. Cirren und Kolben in größerer Zahl als Tentakel (von beiden 1—3 zwischen je 2 Tentakeln), unregelmäßig zwischen denselben zerstreut.

Schirmhöhe: 2 bis 3 *mm*,
Schirmbreite: bis 6 *mm*.

Vorkommen: Vom Oktober bis Dezember.

Bemerkung: Graeffe (17) hat bei den kleinsten beobachteten Formen mit 8 Tentakeln weder Kolben noch Cirren gesehen; die kleinsten von uns beobachteten Exemplare (ca. 1 *mm* Schirmdurchmesser) hatten 8 große und 8 kleine Tentakel, dazwischen Tentakelanlagen, Kolben und Cirren unregelmäßig zerstreut.

Unsere Form stimmt mit keiner der bisher beschriebenen Spezies vollständig überein. Unter der Bezeichnung *Laodicea cruciata* vereinigt Mayer fünf verschiedene Species, die er für „Varietäten" hält. Wir können uns hier auf eine Kritik dieses Vorgehens nicht einlassen und möchten nur hervorheben, daß unsere adriatische Meduse weniger mit der *Laodicea cruciata mediterranea* Haeckel-Gegenbaur übereinstimmt, als mit den exotischen Species *ulothrix*, *marama* und *indica*. Obwohl unsere Form in bezug auf Größe, Tentakelzahl, Mangel der Sporne, Länge der Gonaden, sich von den beschriebenen Arten unterscheidet, dürfte unseres Erachtens doch keine neue Art vorliegen. Wir sind in dieser Annahme dadurch bestärkt, daß namentlich die von Mayer (39, I, T. 22, Fig. 2. 3) abgebildeten Entwicklungsstadien die größte Ähnlichkeit mit unserer Form haben.

Laodicea Bigelowi n. sp.

(Taf. III, Fig. 30, 31.)

Schirm flach uhrglasförmig, Magen ohne Magenstiel, mit ganz kurzer Magenröhre und vier einfachen Lippen. Ca. 70 Tentakel, einige mit basalem Sporne, kurz, dick, etwas aufgerollt, von den Bulben nicht scharf abgesetzt. Zwischen den Tentakeln Kolben in geringerer Zahl, die aus Bulben entspringen. Keine Cirren. Gonaden krausenförmig, proximal, $^2/_3$ des Schirmradius einnehmend, den Magen berührend.

Schirmhöhe: ca. 3 *mm*,
Schirmdurchmesser: 7 *mm*.

Vorkommen: Vereinzelt, im Juli.

Bemerkung: Diese neue Form unterscheidet sich von den verschiedenen „Varietäten" (Mayer) der *Laodicea cruciata* durch den Mangel von Cirren; der *Laodicea fijiana* Ag. und Mayer steht sie sehr nahe, unterscheidet sich aber von ihr durch die geringere Größe, durch die größere Zahl der Kolben zwischen den Tentakeln und durch das Vorhandensein von Basalspornen. Wie bereits früher betont, messen wir dem Vorhandensein oder Fehlen von Cirren große systematische Bedeutung bei, während Mayer in das Genus Laodicea Formen mit und ohne Cirren einbezieht. Wir haben einleitend hervorgehoben, daß wir uns möglichst einer Diskussion von Genera enthalten wollen, können aber in diesem Falle nicht umhin, zu bemerken, daß wir uns hier mit Mayer nicht einverstanden erklären können, wenn wir auch von Aufstellung eines neuen Genus Abstand nehmen.

Mayer identifiziert *Laodicea fijiana* Ag. und Mayer mit *Laodicea maasi* Browne, ohne jedoch dieses Vorgehen irgendwie zu motivieren. Es fällt uns auf, daß die *Laodicea maasi* nach Browne Sporen besitzt, während die *fijiana* Ag. und Mayer derselben entbehrt. Trotzdem glauben wir mit Vanhöffen (59), daß alle diese Varietäten einer und derselben Species entsprechen.

Genus Orchistoma Haeckel 1879.

Orchistoma Graeffei n. sp.

Schirm hochgewölbt, Habitus ähnlich der *Orchistoma tentaculata* Mayer. Gallerte des oberen Teils der Glocke sehr dick, rundlich, mehr als halbkugelig. 8 Radiärkanäle, dazwischen zahlreiche (ca. 12 in jedem Oktanten) eng aneinanderliegende Anlagen von Radiärkanälen. 8 Tentakel mit großem, dickem, birnförmigem Bulbus und langem, dünnem, spiralig aufgerolltem Faden (über Schirmradius) und zwischen je 2 Tentakeln 2—3 Bulben, sonst keine Randbildungen (weder Cirren noch Sinnesorgane). Magen ganz flach mit 8 einfachen Lippen. Velum gut entwickelt. Keine Gonaden.

Schirmdurchmesser: 4 *mm*.

Vorkommen: im Juli.

Bemerkung: Es liegt nur ein einziges, schlecht konserviertes Exemplar vor, von dessen Abbildung wir absehen müssen, da die eingehendere Beschreibung des Objektes nur auf Grund näherer Untersuchung möglich war, durch welche die Meduse noch mehr deformiert wurde. Sie steht der *Orchistoma tentaculata* Mayer sehr nahe, unterscheidet sich jedoch von ihr durch die Größe (unsere

Form ist etwas kleiner) und durch die viel größere Zahl der Radiärkanalanlagen.

Eucopidae Gegenbaur 1856 = Eucopidae Haeckel 1879.

Genus Eucope Gegenbaur 1856 (sens. emend.) = Eucope (in parte) Gegenbaur 1856 = Saphenella + Eucopium + Eucope Haeckel 1879.

Eucope picta Keferstein und Ehlers 1861
Eucopium pictum + primordiale Haeckel 1879.

Die Haeckelsche Beschreibung für *Eucopium primordiale* stimmt, was die Form betrifft, ganz gut für das einzige uns vorliegende, junge Exemplar ohne Gonaden (leider können die für diese Spezies charakteristischen Gonaden nicht in Betracht gezogen werden). Die Tentakel jedoch, die bei unserem Exemplar viel kürzer als die Schirmhöhe sind, entsprechen dem *Eucopium pictum*. Auf den Bulben drei kleine Pigmentflecke beobachtet.

Schirmhöhe: 0·72 *mm*,
Schirmbreite: 0·76 *mm*.

Vorkommen: im September.

Bemerkung: Wir glauben mit Mayer, daß *Eucopium pictum* Kef. und Ehlers und *Eucopium primordiale* Haeckel identisch sind.

Genus Obelia Péron et Lesueur 1809 = Obelia Haeckel 1879 = Obelia Hartlaub 1894, 1905.

Obelia.

Wir haben speziell der sehr häufig auftretenden *Obelia* unsere Aufmerksamkeit geschenkt, doch sind unsere Untersuchungen diesbezüglich nicht abgeschlossen. Wir stießen bei der näheren Bestimmung dieser Meduse auf dieselben Schwierigkeiten, wie sie schon von mehreren Autoren erwähnt wurden und obgleich wahrscheinlich zwei verschiedene Spezies vorliegen, wollen wir vorläufig die drei charakteristischesten Typen als Form α, β und γ bezeichnen und als solche beschreiben. Wir vermuten, daß die Formen α und β einer und die Form γ einer zweiten Spezies angehören.[1]) Für unsere Auffassung spricht das Auftreten von Übergangsformen, sowie die Auffindung zweier verschiedener Formen von demselben Polypen stammend (s. u.).

[1]) Auf Grund von Material aus der südlicheren Adria hat der eine von uns (Neppi, 44*a*) die Form γ tatsächlich als *Obelia adriatica* nov. spec. bestimmt.

Form α: Exemplare mit 16 Tentakeln, fast ebenso lang wie der Schirmdurchmesser, beobachtet; bei Exemplaren mit 50—70 Tentakeln sind diese verhältnismäßig viel kürzer (ca. ebenso lang wie der Schirmhalbmesser). Bulben nicht sehr dick, Nesselbatterien in der Regel ring- oder spangenförmig angeordnet. Zwischen den Bulben kleine Zwischenräume und an ihrer Basis eine einzige, kleine, rundliche Knorpelzelle. Konserviert sich meist gut.

Form β: Kleinste Exemplare mit 20—25 Tentakeln, ca. ebenso lang als der Schirmradius, bei größeren Exemplaren (bis ca. 130 Tentakeln) Faden verhältnismäßig kürzer (ca. $^1/_2$ Schirmradius). Bulben dick, Nesselzellen meist zerstreut, dicht angehäuft. Bei kleineren Exemplaren keine Zwischenräume zwischen den Bulben. Knorpelzelle wie bei α. Meist schlecht sich konservierend. Gallerte weniger durchsichtig.

Form γ: An der Basis der Bulben mehrere Knorpelzellen, welche sogenannte Sporne von verschiedener Länge bilden (bis $^1/_3$ der Tentakel). Bulben sehr schmal, doch eng aneinander, ohne Zwischenräume. Nur größere Exemplare mit über 100 Tentakeln (bis 160) beobachtet, gleich halbem Schirmradius.

Die Form des Schirmes, die Länge und die Gestalt des Magens bieten keine Unterscheidungsmerkmale: bei allen 3 Varietäten ist der Schirm scheibenförmig, der Magen trichterförmig, mit vierlippigem Mundrande, höchstens ebenso lang wie der Schirmradius. Was die Gonaden betrifft, so löst sich die Form α ohne Gonaden ab, welche bald nachher (von 24 Tentakeln an) als rundliche Säcke in der Mitte der Radiärkanäle auftreten und später sich dem Schirmrande nähern, ohne denselben zu erreichen. Bei der Form β tragen die kleinsten Exemplare mit 20—24 Tentakeln meist keine Gonaden, welche dann ebenfalls als rundlich-ovale Säcke ganz nahe an der Magenbasis (doch ohne den Magen zu berühren) erscheinen und später distal wandern, bis sie den Schirmrand erreichen. Bei der Form γ wurden die Gonaden als eiförmige oder längliche, herabhängende Säcke in der Nähe des Schirmrandes beobachtet.

Schirmdurchmesser:

Form α: von ca. $^1/_2$—2·6 *mm*, kommt das ganze Jahr hindurch vor.

Form β: von ca. $^1/_2$—4 *mm*, Vorkommen wie Form α.

Form γ: bis 7·8 *mm*, im Jänner und Februar beobachtet.

Die Form α stimmt am ehesten mit der *Obelia sphaerulina* Haeckel, unterscheidet sich aber von ihr durch das Fehlen der

Gonaden bei der eben abgelösten Form und durch die geringere Größe. Die Form β entpricht mehr der *Obelia lucifera* Haeckel.

Die Form α und die Form β scheinen viel häufiger zu sein, treten das ganze Jahr hindurch auf und die kleinsten Exemplare findet man im Hochsommer und im Winter. Einige geschlechtsreife Exemplare der dritten Form wurden in den Monaten Jänner und Februar beobachtet.

Im März fanden wir einen medusensprossenden Polypen im Aquarium und die kleinen, unreifen Medusen hatten wenigstens 20. gewöhnlich 24 kurze Tentakel (ca. gleich $^1/_2$ Radius) und dicke Bulben, so daß sie der Form β entsprachen; doch näherten sich einige Exemplare in bezug auf Länge und Struktur der Tentakel auch der Form α.

Bemerkung: Graeffe (17) bestimmte die Obelien des Triester Golfes als einer und derselben Form angehörig, und zwar als *Obelia leucostyla* Will = *Obelia gelatinosa* Pallas. Auf eine Kritik dieser beiden Formen können wir nicht näher eingehen.

Tabellarische Zusammenstellung der Hauptunterscheidungsmerkmale der 3 *Obelia*formen, wie sie bei zahlreichen Exemplaren beobachtet wurden (nur einige Beispiele aus vielen herausgegriffen).

I. Tabelle.

Form α.

Schirmdurchmesser (in *mm*)	Tentakellänge (mit dem Radius verglichen)	Tentakelzahl	Gonaden (Lage)
0·40	2 *r*	16	keine
0·42	2 *r*	16	„
0·48	fast 2 *r*	16	„
0·53	$1^1/_2$ *r*	24	„
0·56	$1^1/_2$ *r*	24	Mitte
0·56	ca. 2 *r*	24	vor der Mitte, proximal
0·62	$1^1/_2$ *r*	24	Mitte
0·78	$1^1/_2$ *r*	26	„
0·78	$1^1/_2$ *r*	38	„
0·84	$1^1/_3$ *r*	31	vor der Mitte, distal
0·84	über *r*	29	Mitte
1·82	ca. *r*	49	fast distal
1·93	ca. *r*	65	$^1/_3$ distal
2·52	ca. *r*	60	$^1/_3$ „
2·55	ca. *r*	69	fast „

2. Tabelle.

Form β.

Schirmdurchmesser (in *mm*)	Tentakellänge (mit dem Radius verglichen)	Tentakelzahl	Gonaden (Lage)
0·42	über *r*	20	keine
0·42	„ *r*	24	„
0·50	„ *r*	25	„
0·50	ca. *r*	23	proximal am Magen
0·56	$^1/_2$ *r*	27	dasselbe
0·59	ca. $^1/_2$ *r*	30	$^1/_3$ proximal
0·62	ganz kurz	33	Mitte
1·4	über $^1/_2$ *r*	60	$^1/_3$ distal
1·54	$^2/_3$ *r*	96	$^1/_3$ „
1·82	$^1/_2$ *r*	136	$^1/_4$ „
1·82	$^2/_3$ *r*	105	$^1/_3$ „
1·9	$^1/_2$ *r*	62	$^1/_3$ „
2·32	ca. $^1/_2$ *r*	78	distal
2·32	$^1/_3$ *r*	97	„
3·56	$^1/_2$ *r*	129	„
4·1	$^1/_2$ *r*	100	$^1/_4$ distal

3. Tabelle.

Form γ.

Schirmdurchmesser (in *mm*)	Tentakellänge (mit dem Radius verglichen)	Tentakelzahl	Gonaden (Lage)
3·62	ca. *r*	128	distal
3·67	$^1/_2$ *r*	136	„
4·—	ca. $^1/_2$ *r*	152	„
4·43	idem	160	„
7·78	idem	160	„

Genus Clytia Lamouroux 1812 (in parte) sens. Hincks 1868 = Eucope (in parte) Gegenbaur 1856 = Epenthesis Mc Crady 1856 = Epenthesis Haeckel 1879.

Clytia volubilis Lamouroux 1812
Campanularia Johnstoni Alder 1848
Clytia Johnstoni Hincks 1868
Eucope campanulata + affinis Gegenbaur 1857.

Ein Paar kleine Exemplare gefunden mit Andeutungen der Geschlechtsorgane. Magen und Tentakel stark kontrahiert. Unsere

Exemplare entsprechen sehr gut der *Eucope campanulata*, wie sie Gegenbaur abbildet.

Schirmhöhe: ca. 1 *mm*,
Schirmbreite: über 0·5 *mm*.

Vorkommen: im Juli, selten.

Bemerkung: Claus (9) hält die von Haeckel als *Eucopium* und *Eucope* beschriebenen Medusen für Jugendstadien anderer Eucopiden, insbesondere von *Phialidium*arten. Wir können jedoch mit Bestimmtheit sagen, daß die von uns beobachteten *Clytia*exemplare mit den Jugendstadien der anderen in Triest vorkommenden Eucopiden nicht übereinstimmen. Es kämen hier beim Mangel von Cirren und bei der beschränkten Zahl der Tentakel nur die Gattungen *Phialidium* und *Phortis* in Betracht. Mit der ersteren ist jede Verwechslung ausgeschlossen (den Beweis dafür behalten wir uns für später bei der Besprechung der adriatischen *Phialidium*art vor) und beim Jugendstadium der in Triest vorkommenden *Phortis pellucida* Neppi = *Geryonia pellucida* Will sind nach Claus (9, pag. 16) bis zu einem Durchmesser von 2 *mm* nur 4 Tentakel anstatt 8 ausgebildet. Auch wir haben ein Exemplar von *Phortis pellucida* von ca. $2^1/_2$ *mm* Schirmdurchmesser beobachtet, das 4 Tentakel und 4 ganz kleine interradiale Tuberkel aufwies.

Genus Phialidium·Leuckart 1856 = — Haeckel 1879 = — Maas 1904 und 1905 = — Bigelow 1909.

Phialidium variabile Claus 1881
„ „ Graeffe 1884
„ „ Hartlaub 1894
Geryonia planata Will 1844.

Nach Graeffe (17) entstammt das im Golfe höchst häufige Phialidium der *Clytia Johnstoni* Alder (= *Campanularia volubilis* Ellis = *Clytia bicophora* Agassiz). Dieser Polyp wird aber von Mayer als die Amme einer in Triest viel selteneren Meduse betrachtet, die er als *Clytia volubilis* beschreibt und von welcher wir nur Jugendstadien fanden (siehe oben). Obgleich wir die Sprossung aus dem Polypen nicht beobachteten, können wir doch mit Bestimmtheit sagen, daß die jungen *Phialidien* den Jugendformen von *Clytia volubilis* durchaus nicht ähnlich sehen. Wichtig scheint uns die Tatsache, daß, während *Clytia* bei $1^1/_2$ *mm* Durchmesser schon Gonadenanlagen aufweist, viel größere Exemplare von *Phialidium* (bis über $1^1/_2$ *mm*) gewöhnlich keine Andeutung der Gonaden zeigen. Bekanntlich hat Claus (9) eine eingehende Beschreibung unseres *Phialidiums*

gegeben, und nach ihm können bei Jugendformen von $1^1/_2$ *mm* Durchmesser schon Gonadenanlagen, jedoch peripherisch, in der Nähe der Primärtentakel vorhanden sein (was auch wir selbst bei kleineren Exemplaren von ca. 1 *mm* Durchmesser beobachteten), während sie bei jungen *Clytia*exemplaren im proximalen Drittel der Radiärkanäle liegen. Was die Zahl und Lage der Randbläschen und der Tentakel bei Formen von $1^1/_2$ *mm* Durchmesser betrifft, so fanden wir 4 Tentakel, 4 Tentakelanlagen und 8 Randbläschen, die aber an den Seiten der Primärtentakel lagen, während sie nach Claus, im Gegensatze zu Hincks Angaben für den Sprößling der *Campanulina acuminata* und den Angaben von A. Agassiz für die Larve von *Phialidium languidum*, den Zwischentuberkeln weit näher liegen sollten.

Metschnikoff (41, Taf. I, Fig. 15) bildet eine Jugendform von *Clytia flavidula* ab, die mit unserer *Clytia volubilis* ziemlich gut übereinstimmt, betrachtet sie aber als das Jugendstadium einer *Phialidium*art, die unserem *Phialidium* nicht entspricht und welche Mayer mit *Phialidium hemisphaericum* identifiziert. Eine bessere Übereinstimmung finden wir bei *Clytia viridicans* Metsch., welche Mayer für identisch mit *Phialidium buskianum* Browne hält, doch bleibt unser *Phialidium* in der Größe viel zurück (ist ca. halb so groß).

Pelagisch fanden wir auch einige noch jüngere Exemplare mit hochgewölbtem Schirme (Schirmhöhe = Schirmbreite = ca. $^1/_2$ *mm*), dünner Gallerte, mit nur 2 entwickelten Tentakeln, ungefähr so lang wie die Schirmhöhe, spiralig aufgerollt und zwei dicken Bulben. Nur 4 Randbläschen neben je einem Bulbus, Magen zylindrisch ca. $^1/_2$ Schirmhöhe lang, Mundrand einfach, Exumbrella mit Nesselzellen besetzt, keine Gonaden. Sie würden dem *Saphenella*stadium entsprechen, das von Haeckel und von Agassiz beschrieben wird, mit dem Unterschiede, daß anstatt 8, nur 4 Randbläschen ausgebildet sind. In einem weiteren Stadium mit 4 gleich entwickelten Tentakeln waren 8 adradiale Randbläschen vorhanden.

Was die erwachsenen Exemplare betrifft, so unterscheiden wir zwei Formen, die sich jedoch nicht, wie Graeffe (17) angibt, jahreszeitlich ausschließen. Die eine Form hat distale, längliche Gonaden, $^1/_3$ bis $^1/_2$ Schirmradius einnehmend, fast bis zum Schirmrande reichend, und ist größer (über 8 *mm*); die zweite Form hat kleine, rundliche Gonaden im distalen Viertel des Schirmradius und ist etwas kleiner. Doch gibt es in der Form der Gonaden auch Übergänge. Auf Grund des uns zurzeit vorliegenden Materials können wir nicht entscheiden, ob uns zwei verschiedene Spezies vorliegen, obwohl wir es bezweifeln.

In den Sommermonaten (Juni und Juli) haben wir auch häufig Teilungsstadien von Phialidium beobachtet, welche sehr gut dem bekannten Schema Langs (30) für *Gastroblasta Raffaelei* entsprechen. Das Hervorknospen eines Magenschlauchs aus einer Gonade haben wir wiederholt gesehen. Über diese interessanten Beobachtungen haben wir (Neppi u. Stiasny, 44*c*) separat berichtet.

Genus Eucheilota Mc Crady 1857 = Euchilota + Phialium Haeckel 1879.

Eucheilota Maasi n. sp.

(Taf. III, Fig. 32, 33.)

Erwachsene Exemplare: Schirm glockenförmig, etwas breiter als hoch, mit dicker Gallerte, oben etwas abgeflacht, kein Magenstiel. Magen zylindrisch, mit dicker Wand, ca. $^1/_2$ Schirmhöhe lang. 4 Tentakel mit dickem, rundlichem Bulbus und kurzem, spiralig aufgerolltem Faden und mehrere kleinere Bulben; an den Bulben Cirren. 8 adradiale Randbläschen mit nur einem Statolithen, Gonaden ca. in der Mitte der vier Radiärkanäle als schmale, längliche Wülste angedeutet.

Jugendformen (Fig. 32): Schirm hochgewölbt, 4 dicke Tentakel und zwischen je 2 Tentakeln 1—2 Tentakelanlagen.

Schirmhöhe: bis 3 *mm*,

Schirmbreite: bis 3—5 *mm*.

Färbung: Bulben und Magen stark dunkelbraun.

Vorkommen: Juli bis Dezember, nicht sehr häufig.

Bemerkung: Diese Meduse ist dem Jugendstadium von *Octorchis Gegenbauri* Haeckel nach Claus (9, Taf. II, Fig. 10) sehr ähnlich, unterscheidet sich jedoch durch die Lage der Gonaden, die sich bei *Octorchis* zuerst am Magenstiel (bei einem Durchmesser von ca. 4 *mm*) entwickeln, und durch die stärkere Ausbildung der Tentakel im Vergleiche mit ebenso großen jungen *Octorchis*larven. Am nächsten steht sie der *Eucheilota duodecimalis* A. Agassiz.

Bei der Wichtigkeit, welche Maas (35) und andere Autoren der Anordnung der Cirren beimessen, heben wir hervor, daß die Cirren nur an beiden Seiten der Tentakel und Tuberkel liegen.

Wir haben nachträglich Formen gefunden, die leichterdings als Übergangsstadien der *Eucheilota Maasi* zu *Eirene plana Neppi* aufgefaßt werden könnten, so daß uns der Gedanke kam, daß diese beiden Formen möglicherweise identisch seien. Wir müssen uns hier mit diesem Hinweise begnügen, da uns zurzeit keine vollständige Entwicklungsreihe vorliegt.

Genus Saphenia Eschscholtz 1829 = — Haeckel 1879.

Saphenia gracilis Mayer 1910

„ mirabilis Haeckel 1879

Plancia gracilis Forbes und Goodsir 1853.

Zahlreiche Exemplare beobachtet, die völlig den Angaben der anderen Autoren entsprechen und nur in der Größe etwas zurückbleiben.

Schirmbreite: 10 *mm*.

Färbung: Magen und Gonaden manchmal grünlich.

Vorkommen: Vom Juli bis Dezember, immer mit Gonaden.

Saphenia Spec. A.

(Taf. III, Fig. 34.)

Einige Exemplare ohne Gonaden. Schirm flach gewölbt, etwas breiter als hoch, kein Magenstiel. Magen zylindrisch, etwas über den Schirmrand reichend, mit vier kaum angedeuteten Mundlappen. 2 Tentakel ebenso lang, bis zweimal so lang als der Schirmdurchmesser, dazwischen zahlreiche (16—48) Randwarzen mit je zwei Cirren (?). 8 Randbläschen regelmäßig angeordnet.

Schirmhöhe: 1·3—5 *mm*,

Schirmbreite: 3—7 *mm*.

Vorkommen: August bis November, selten.

Bemerkung: Diese Form stimmt mit keiner der beschriebenen *Saphenia*arten überein; da uns jedoch sehr wenige, unreife Exemplare vorliegen, sehen wir davon ab, eine neue Spezies aufzustellen und begnügen uns mit dieser Beschreibung.

Saphenia Spec. B.

(Taf. IV, Fig. 35.)

Einige Jugendstadien einer anderen *Saphenia*art fanden wir vereinzelt in den Sommermonaten bis zum Herbst. Schirm hochgewölbt, fast kugelig bis halbkugelig, kein Magenstiel, Magen variabel, einmal tonnenförmig, einmal zylindrisch, $^1/_3$ der Schirmhöhe erreichend oder aus dem Schirm etwas herausragend. Die zwei gegenständigen, auffallend dicken Tentakel $1^1/_2$—4mal so lang als die Schirmhöhe. Am Schirmrande zahlreiche Randwarzen (bis 20) mit je 2 Cirren, solche auch zu beiden Seiten der Tentakel. 8 Randbläschen mit je einem Statolithen.

Schirmhöhe: bis 2·1 *mm*,

Schirmbreite: bis 3·3 *mm*.

Vorkommen: Vom Juni bis November, ziemlich selten.

Bemerkung: Es handelt sich vielleicht um junge Exemplare von *Saphenia dinema* Eschsch., die ebenfalls von Graeffe (17) als Jungendform pelagisch, doch im Februar und Spätherbst gefunden wurde. Die Meduse hat eine große Ähnlichkeit mit den Jugendstadien von *Octorchis Gegenbauri* Claus, doch sind bei denselben außer den 2 Tentakeln 2 Tentakelanlagen stärker entwickelt und bei 3 *mm* Durchmesser gewöhnlich 4 Tentakel gut ausgebildet.

Genus Octorchis Haeckel 1879.

Octorchis Gegenbauri Claus 1881
„ „ Graeffe 1884
„ „ + O. campanulatus Haeckel 1879
Octorchidium tetranema Haeckel 1879
Eutima campanulata Mayer 1910 (in parte).

Glocke flach gewölbt, 8 Tentakel etwas länger als der Schirmdurchmesser, 100—120 Tuberkel, am Schirmrande, zu beiden Seiten der Tentakel und Tuberkel je ein Cirrus, 8 adradiale Randbläschen mit 1—5 Statolithen. Velum gut entwickelt. Konischer, dünner Magenstiel ca. so lang wie der Schirmdurchmesser, Magen glockenförmig mit 4 Lippen, Ränder der Lippen gefaltet. Lineare Gonaden, bei jungen Exemplaren mit 4 Tentakeln nur am Magenstiel, bei älteren am Magenstiel und an der Subumbrella.

Schirmbreite: bis 20 *mm*.

Färbung: Meist durchsichtig, farblos; Magen zuweilen bläulichgrün, selten violett.

Vorkommen: Fast das ganze Jahr hindurch, zahlreicher vom Oktober bis März. Geschlechtsreife *Octorchis* sind typisch für das Winterplankton des Golfes und treten gleichzeitig mit *Phortis pellucida* und *Eirene plana* auf.

Bemerkung: Da alle unsere Exemplare verschiedene Entwicklungsstadien einer und derselben Species darstellen, mit höchstens 8 Tentakeln, können wir nicht entscheiden, ob Mayer mit Recht oder Unrecht die Gattung *Octorchis* in das Genus *Eutima* McCrady aufnimmt. Da uns Vergleichsmaterial fehlt, halten wir an dem alten Genus fest.

Genus Eutimium Haeckel 1879 sens. ampl. Mayer 1910 = Eutimium + Octorchidium Haeckel 1879 = Eutimium Hartlaub 1894 = Eutonina Hartlaub 1897.

Eutimium scintillans Mayer 1910.
Eutimalphes scintillans Bigelow H. B. 1909.
(Taf. IV, Fig. 36.)

Schirm flach gewölbt, weniger als halbkugelig, Gallerte dick, in der Mitte subumbrellarwärts etwas vorspringend: Magenstiel konisch verjüngt, ca. $^1/_2$ Schirmhöhe lang, Magen glockenförmig weit, ca. halb so lang wie der Magenstiel, mit vier leicht gekrausten Lippen, über den Schirmrand hinaus hängend. 16 gleich entwickelte Tentakel mit dickem konischem Bulbus und kurzem Faden. 8 adradiale Randbläschen mit je einem Statolithen. Gonaden länglich eiförmig. $^1/_4$ Schirmradius, distal, fast bis zum Schirmrande reichend mit deutlichen, verschieden großen Eiern.

Schirmhöhe: ca. 2 *mm*.
Schirmbreite: 4·2 *mm*.

Färbung: Magen, Bulben und Gonaden bräunlich.

Vorkommen: Im September, vereinzelt.

Bemerkung: Wir glauben unsere Form mit *Eutimium scintillans* Mayer identifizieren zu können, obwohl sie kleiner ist (ca. halb so groß). Die anderen Unterschiede, nämlich die geringere Zahl der Tentakel und der Statolithen, lassen sich ebenfalls auf ein jüngeres Stadium zurückführen.

Diese Form wurde bisher nur an der pacifischen Küste Mexikos (Bigelow) gefunden.

Genus Phortis Mc Crady 1857 = Geryonia Will 1844 = Irene Haeckel 1879 (in parte) = Irene Claus 1881 (in parte).

Phortis pellucida Neppi

Geryonia	„	Will 1844
Irene	„	Haeckel (in parte) 1879
Irene (Tima)	„	Claus 1881
Tima	„	Graeffe 1884
Irene	„	Hartlaub 1909

Tima willi Neppi 1909
Irene pellucida Neppi 1910.

Vor Beginn dieser Arbeit hat der eine von uns (Neppi, 43) feststellen können, daß in Triest zwei sehr ähnliche Eucopiden vorkommen und zwar eine cirrenlose, welche mit der *Geryonia pellucida* Will = *Irene (Tima) pellucida* Claus identisch ist, und eine cirrentragende, die nach dem Vorschlage von Claus als *Tima* bezeichnet und *Tima plana* Neppi benannt wurde.

Während Bigelow (2) nur 2 Genera *(Eirene = Phortis + Eirene* nach Mayer und *Tima)* unterscheidet, soll nach Mayer die in Triest sehr häufige *Geryonia pellucida* Will dem Genus *Phortis*

eingereiht werden, da sie der marginalen Cirren entbehrt und nach Mayer gerade das Fehlen der Cirren als Unterscheidungsmerkmal zwischen *Phortis* einerseits und *Eirene* und *Tima* andrerseits hervorgehoben wird.

Bei der cirrenlosen Form (l. c.) ist die Glocke stark gewölbt, etwas mehr als halbkugelig, die Gallerte besonders am Scheitel dick, subumbrellarwärts konisch vorgewölbt, der Magenstiel mäßig lang, so daß der Magen aus der Schirmhöhle etwas hervorragt. Die Magenröhre ist kurz und endet mit 4 ca. ebensolangen gekrausten Mundlappen, die sehr kontraktil sind. Die Randtentakel (bis 28) haben einen dicken rundlichen Bulbus und einen langen Faden (bis über den Schirmdurchmesser); dazwischen sind zahlreiche Tuberkel (bis 97) und Randbläschen (bis 81) mit 1—3 Statolithen unregelmäßig zerstreut. Die Gonaden sind kolbenförmig, dick, bisweilen etwas gekräuselt und nehmen den distalen Teil der Radiärkanäle ein, ohne den Schirmrand zu erreichen. Im Oktober ein Jugendstadium beobachtet mit 4 Tentakeln und 4 interradialen Tentakelanlagen. Neben den Tentakeln jederseits 1 Randbläschen mit 1 Statolithen. Gonadenanlagen im proximalen Drittel. Magen zylindrisch, kurz, kein Magenstiel, Mund vierlappig.

Schirmhöhe: bis 20 *mm*,
Schirmbreite: bis 25 *mm*.

Färbung: Magen, Bulben und Gonaden bei auffallendem Lichte bräunlich, bei durchfallendem Lichte weiß oder grünlich; Magen selten blaß weinrot. Bei Jugendformen die Bulben stark dunkelbraun.

Vorkommen: Fast das ganze Jahr hindurch, zahlreicher und geschlechtsreif vom November bis März.

Bemerkung: Da bei der besprochenen Form die Cirren fehlen und die Gonaden nur einen kleinen Teil der Radiärkanäle einnehmen, ist die von Mayer durchgeführte Identifizierung von *Geryonia pellucida* Will und *Tima lucullana* Mayer unzulässig, wie übrigens Mayer selbst im Anhange bei Besprechung einiger afrikanischer Exemplare von *Irene pellucida* nach Hartlaub zugibt.[1]) Hart-

[1]) Anmerkung: Mayer (39, II, pag. 496) gibt eine Beschreibung der Triester *Eirene pellucida* nach Will, welche in folgenden wichtigen Punkten mit Wills Beschreibung nicht übereinstimmt. Mayer schreibt der Meduse Cirren zu, deren Will nicht Erwähnung tut, und sagt, daß „when young there are 8 gonads upon the radial-canals, 4 on the peduncle and 4 on the subumbrella near the ring-canal, but later the gonads fuse into 4 long linear tracts", während nach Will (60, p. 71) nur die subumbrellaren entwickelt sind „bis an die Stelle, wo die Gefäße an die Basis des Stiels übergehen" und nur die Ausführungsgänge „an dem spitzigen Ende der Geschlechtsdrüse liegen und neben den Wassergefäßen bis an den Magen verlaufen".

LAUB (26, p. 452) hat dieselben mit der Triester Form verglichen und identifiziert und wir können seine Befunde bezüglich der Anordnung der Tentakel (gegenüber einer GOETTEschen *Irene* aus Zanzibar) und der distalen Lage der Gonadenanlagen (gegenüber der Abbildung von CLAUS und den Angaben von WILL) durchaus bestätigen.

Genus Eirene ESCHSCHOLTZ 1829 = Irenium + Irene (in parte) HAECKEL 1879 = Tima CLAUS (in parte) 1881.

Eirene plana NEPPI
Tima plana NEPPI 1910
Tima Cari HAECKEL 1864
Irene pellucida HAECKEL (in parte) 1879
Eirene pellucida GRAEFFE 1884
Irene pellucida NEPPI 1909.

Wie schon erwähnt, kommt bei Triest auch eine cirrentragende *Eucopide* vor, die der Gattung *Eirene* (MAYER) angehört.

Der Schirm (l. c.) ist flach gewölbt, uhrglasförmig, die Gallerte dünn und zart, der Magenstiel konisch, ca. ebenso lang wie der Schirmradius, der Magen trichter- oder glockenförmig mit vier kurzen, einfachen Mundlappen, die stets kürzer als die Magenröhre sind. Randtentakel bis 48, mit mäßig langem Faden und ziemlich dickem konischem Bulbus, Randtuberkel bis 91, Randbläschen bis 55. Sowohl an den Randtentakeln als an den Tuberkeln Cirren. Gonaden vom Schirmrande bis zur Magenstielbasis, selten auch längs eines Teiles desselben, dünner als bei *Phortis pellucida*.

Schirmhöhe: bis 20 *mm*,
Schirmbreite: bis 40 *mm*.

Färbung: wie bei *Phortis pellucida*.

Vorkommen: das gleiche.

Bemerkung: Der eine von uns (NEPPI, 43) hat schon früher erklärt, daß er diese cirrentragende Form für identisch mit der *Tima Cari* HAECKEL hält und daß die spätere Vereinigung derselben mit der *Geryonia pellucida* WILL irrtümlich erfolgte. MAYER hat sowohl die *Tima Cari* HAECKEL als die *Irene pellucida* HAECKEL mit seiner *Tima lucullana* identifiziert. Legt man jedoch der Diagnose von *Irene pellucida* HAECKEL die Beschreibung der *Tima Cari* HAECKEL zugrunde (wie es HAECKEL selbst vorschlägt), so kann unsere Meduse nicht mehr nach dem Vorgange MAYERS der Gattung *Tima* ESCHSCH. zugerechnet werden, da bei der *Tima Cari* die Gonaden nur den proximalen Teil der Radiärkanäle „vom Grunde des Magenstiels bis

nahe zum Zirkelkanal hin, ohne diesen jedoch zu erreichen" (18, pag. 332), einnehmen. Über das von Mayer angegebene Hauptunterscheidungsmerkmal zwischen *Eirene* und *Tima*, nämlich über das für *Tima* charakteristische, hervortretende Muskelband an der Innenseite jedes Tentakels, fehlt bei Haeckels Beschreibung jede Angabe.

Die cirrentragende *Tima Cari* Haeckel = *Irene pellucida* Haeckel (in parte) = *Tima plana* Neppi gehört also nach unserer Meinung zur Mayerschen Gattung *Eirene*.

Sie zeigt von *Eirene viridula* Eschsch. nur kleine Abweichungen, und zwar in der Form der Mundlappen, die bei unserer Meduse kurz und einfach sind, in der Zahl der Randbläschen (ca. halb so groß) und in der Lage der Cirren, die nicht nur an den Tuberkeln, sondern auch an der Basis der Randtentakel ausgebildet sind.

Nach Hartlaub (26, pag. 453) wurde aber mehrfach unter dem Namen *Irene viridula* außer der *Irene viridula* Pér. et Les. = *Geryonopsis delicatula* Forbes noch eine andere Meduse verstanden, nämlich eine ähnliche bei Helgoland sehr gemeine, zuerst (1874) von F. E. Schulze abgebildete Eucopide: „Sie unterscheidet sich durch den Besitz von Cirren und durch den Mangel der für die Gattungen *Irene* und *Tima* charakteristischen Mundarme von diesen beiden Gattungen generisch, und ich habe daher in meiner Bearbeitung der „Craspedoten Medusen des nordischen Planktons" einen neuen Gattungs- und Artnamen (*Helgicirrha schulzii* n. g., n. sp.) für sie geschaffen".

Es stimmt also die *Helgicirrha schulzii* Hartl. mit der *Tima plana* Neppi vollkommen überein, wir halten es aber vorläufig für zweckmäßiger, um so mehr als der hier in Betracht kommende Teil der Hartlaubschen Arbeit über die „Craspedoten Medusen des Nordischen Planktons" noch nicht erschienen ist, unsere Meduse nach Mayer als *Eirene plana* zu bezeichnen.

Genus Tima Eschscholtz 1829 = Tima Haeckel 1879 = Tima Claus (in parte) 1881.

Tima flavilabris Eschscholtz 1829
„ „ Haeckel 1879
„ „ Stiasny 1908
„ lucullana Mayer (in parte) 1910.

Mayer beschreibt unter der Bezeichnung *Tima lucullana* eine Meduse, die mit der von einem von uns (Stiasny, 49) genauer untersuchten *Tima flavilabris* fast vollständig identisch ist. Mayer

behauptet, daß die von Stiasny beschriebene Form wohl mit seiner *Tima lucullana*, nicht aber mit *Tima flavilabris* Eschsch. identisch sei. Nach unserer Meinung ist der Streit völlig müßig und nicht zu entscheiden, da die Beschreibung der *Tima flavilabris* durch Eschscholtz namentlich in bezug auf den Schirmrand sehr ungenau ist.

Nicht zustimmen können wir jedoch dem Vorgange Mayers, der unter der Bezeichnung *Tima lucullana* ganz verschiedene Medusen vereinigt, die sicher nicht zueinander gehören. — Wir halten also die Species *Tima flavilabris* Mayer gegenüber, aufrecht.

Species-Diagnose: Schirm hochgewölbt, glockenförmig, Magenstiel kegelförmig über den Schirmrand herausragend, ca. so lang wie der Schirmdurchmesser. Magen kurz mit vier zierlich gekräuselten, kurzen Mundlappen. Gonaden krausenförmig, ein Doppelband bildend, die ganze Länge der Radiärkanäle einnehmend. Ca. 60 Tentakel, 8—15 Randbläschen mit ca. 5—8 Statolithen.

Schirmhöhe: 36·5 *mm*,
Schirmbreite: 63 *mm*.

Färbung: Farblos, Gonaden, Magen, Mundlappen und Tentakel milchweiß.

Vorkommen: Im Winter und Frühjahr vereinzelt.

Eucopide Gen.? Spec.?

(Taf. IV, Fig. 37.)

Ein junges Exemplar aus einem *Cladophora*glas des Aquariums gefischt. Schirm halbkugelig, Magen ganz kurz, viereckig mit breiter Basis, kein Magenstiel. 16 Tentakel, dick, ziemlich lang, zwischen denselben 5 Randbläschen. Vier einfache Radiärkanäle, keine Gonaden. Wahrscheinlich entweder *Tiaropsis* oder *Epenthesis* (nach Haeckel).

Schirmbreite: 1·3 *mm*.

Färbung: Magen rötlich, an der Umbrella interradiäre gelbe Flecke.

Vorkommen: Im Juli.

Aequorea forskalea Péron et Lesueur 1809.

Medusa aequorea Forskal 1775
Aequorea forskalea Claus 1880.
„ „ Graeffe 1884.

Von dieser Meduse lag uns reichliches Material (ca. 100 Exemplare) aus verschiedenen Jahreszeiten vor, von denen auch einige Exemplare lebend untersucht wurden. Wir waren daher in der Lage,

zu den einander widersprechenden Angaben der Autoren Stellung zu nehmen.

Es unterliegt für uns keinem Zweifel, daß sämtliche Exemplare einem und demselben Genus und Species angehören und identisch sind mit der *Medusa aequorea* Forskal (i. e. *Aequorea forskalea* Péron et Lesueur).

Wir konnten die Meduse in verschiedenen Kontraktionszuständen beobachten, die den von Haeckel anerkannten Genera *Aequorea* Pér. et Les., *Rheymatodes* A. Agassiz, *Mesonema* Eschscholtz und *Polycanna* Haeckel mit 12 Subgenera entsprechen würden.

Wir fanden die Mundöffnung bald weit klaffend, bald eng, bald mit kürzeren oder längeren Fransen besetzt, nie glatt (einfach); meist war der Magen flach, zuweilen in Form eines Schlundrohrs.

Claus (8) hat in seiner eingehenden Arbeit über *Aequorea* gezeigt, daß das Einteilungsprinzip Haeckels nach der Form der Mundöffnung, nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Schlundrohrs und der Fransen, sich nicht aufrecht halten läßt. Unter den Forschern, welche nach Claus lebende Aequoriden untersuchten, schlossen sich Bigelow (2), Torrey (53) und Vanhöffen (59) der Clausschen Auffassung an, während Maas (34) und Browne (nach den Angaben von Vanhöffen) die beiden Genera *Aequorea* und *Mesonema* im alten Sinne weiter aufrechthalten.

Mit dem neuen Einteilungsprinzip Vanhöffens (59), der „die *Aequoriden* nach der Zahl ihrer Tentakel im Verhältnis zur Zahl der Radiärkanäle" einteilt und die beiden Genera *Aequorea* und *Mesonema* im neuen Sinne aufrecht hält, können wir uns nicht einverstanden erklären, weil die Tentakelzahl, wie unten weiter ausgeführt, durchaus variabel ist.

Bigelow (2) hat sich in seinem Hauptwerke bei einer eingehenden Kritik der *Aequoriden* im allgemeinen der Clausschen Auffassung angeschlossen, es scheint jedoch, daß keinem der Autoren so reichliches und vor allem lebendes Material vorlag wie uns.

Mayer (39, II, pag. 325) erklärt es für ausgeschlossen, „to separate genera upon intergrading characters such as these and we have no alternative but to include all *Aequoridae* with numerous simple radial canals, numerous lips and smooth subumbrella under the genus *Aequorea*".

Unsere Meinung geht dahin, daß die Trennung der Genera *Aequorea, Rheymatodes, Polycanna* und *Mesonema* sich nicht mehr aufrecht halten läßt und daß dieselben unter den Begriff *Aequorea* Péron et Lesueur fallen, weil nach unseren Befunden die für die

genannten Genera angegebenen charakteristischen Unterscheidungsmerkmale nicht konstant sind. Zu diesem Ergebnis sind wir auf Grund des Studiums einer einzigen Species gelangt, und es scheint uns nicht ausgeschlossen, daß man bei Vergleich verschiedener Species zu anderen Resultaten kommen könnte.

Wir wollen hier die für die Diagnose unserer Species wichtigsten Merkmale zusammenfassend angeben:

Form: In der Jugend hochgewölbt, in einigen Fällen, wie schon von CLAUS hervorgehoben, Habitus wie bei *Polycanna fungina* HAECKEL. Ältere Stadien flacher.

Zahl der Radiärkanäle: Bei den größten Exemplaren bis ca. 90 Radiärkanäle gezählt, bei den jüngsten Stadien entweder nur 8 oder zahlreiche beobachtet, jedoch traten die 8 Kanäle erster Ordnung im letzten Falle deutlicher hervor. Die Zahl der Radiärkanäle entspricht nicht der Tentakelzahl, bald sind mehr, bald weniger Tentakel vorhanden. Sogar im *Octocanna*stadium treten außer den 8 Tentakeln erster Ordnung, die den 8 Radiärkanälen entsprechen, in jedem Octanten noch zwei Tentakelanlagen auf. Während also im *Octocanna*stadium jedem der 8 Radiärkanäle ein Tentakel entspricht, ist selbst dies in späteren Stadien nicht mehr der Fall.

Gonaden: Sie nehmen den mittleren Teil der Radiärkanäle ein und lassen, wie bereits CLAUS richtig beobachtete, das proximale und distale Ende frei.

Form des Magens: Im *Octocanna*stadium flacher Magen mit 4 Mundlippen, in späteren Stadien nimmt die Zahl der Mundlippen zu und der Mundrand erscheint gefranst. Die Form des Magens variiert ziemlich stark. Bei einem und demselben Individuum kann man einen *Polycanna*zustand mit verlängertem Magen und enger Öffnung, ein *Mesonema*stadium mit weiter Mundöffnung und kürzerem Magen, endlich einen Zustand beobachten, wo der Magen ganz kurz ist, die Magenwand der Subumbrella dicht anliegt und die Mundöffnung weit klaffend ist. Exemplare mit glattem Mundrande (Genus *Aequorea* HAECKEL) wurden nicht beobachtet.

Größe: Ein Exemplar im *Octocanna*stadium mit 7 *mm* Durchmesser. Einige 12—14 *mm* Durchmesser. Die Mehrzahl in verschiedener Größe bis zu 110 *mm* Durchmesser. Tellergroße *Aequoriden*, die nach CLAUS angeblich im Triester Golfe auftreten sollen, haben wir nicht beobachtet.[1])

[1]) Solch große *Aequorea*exemplare werden auch von B. SCHRÖDER in einem Zeitungsbericht über eine Planktonfahrt des RUDOLF VIRCHOW im Jahre 1911 für die südliche Adria (bei Lucietta) erwähnt.

Vorkommen: Das ganze Jahr hindurch, zahlreicher vom Dezember bis April.

Bemerkung: Auch wir glauben mit Hartlaub (24), daß die Mehrzahl der europäischen *Aequoriden* mit der von Forskal beschriebenen *Aequorea forskalina* Eschsch. zusammenfällt.

C. Trachymedusae Haeckel 1866 = Trachomedusae Haeckel 1879.

Olindiadae *sensu* Goto = Olindiadae Haeckel 1879 = Olindiadae Goto 1903.

Genus Olindias F. Müller 1861 = Olindias Haeckel 1879.

Olindias (Oceania) phosphorica Delle Chiaje 1841
„ mülleri Haeckel 1879
„ phosphorica Haeckel 1880
„ mülleri Graeffe 1884
(Olindias mülleri) Olindias phosphorica Maas 1905
Olindias mülleri Bigelow 1909.

Diese schöne Meduse, die wir auf den *Zostera*wiesen bei Zaule wiederholt gefunden haben, ist etwas kleiner als die übrigen von den Autoren beschriebenen Arten; auch die jüngsten Stadien besitzen Gonaden, die nicht linear, sondern leicht gekräuselt sind. Kein Magenstiel, Magen quadratisch-prismatisch, Mundöffnung breit, klaffend, mit vier leicht gekräuselten Lippen. Primärtentakel bis 100, ca. ebensoviele Sekundärtentakel. Randbläschen je 2 an der Basis ca. jedes zweiten Primärtentakels, mit je einem Statolithen. 5—13 blinde Centripetalkanäle.

Schirmhöhe: bis 15 *mm*,
Schirmdurchmesser: 20—45 *mm*.

Färbung: Primärtentakel an der Basis dunkelpurpurn, Sekundärtentakel gelblich. Gonaden gelblich mit rötlichem Streifen.

Vorkommen: Im September mit reifen Gonaden.

Bemerkung: Diese Meduse scheint nicht pelagisch zu leben, sondern auf dem Seegrase zu kriechen; sie ist ein regelmäßiger Bewohner des mit *Zostera* bewachsenen Küstengebiets (47. pag. 752).

Trachynemidae Gegenbaur 1856 = Trachynemidae + Aglauridae Haeckel 1879.

Genus Rhopalonema Gegenbaur 1856 = Trachynema + Rhopalonema Gegenbaur 1856 = Trachynema (in parte) + Marmanema + Rhopalonema Haeckel 1879 = Rhopalonema Vanhöffen 1902.

Rhopalonema velatum Gegenbaur 1856
„ „ Haeckel 1879
„ „ Maas 1893, 1904, 1905, 1906
„ „ Vanhöffen 1902
Marmanema velatoides Maas 1893.

(Taf. IV, Fig. 38.)

Schirm halbkugelig, doppelt so breit als hoch, ohne Gallertaufsatz am Scheitel. Magen fast bis zum Velum herabreichend, scheinbar wenig kontraktil, mit vier kurzen Mundlappen. Gonaden länglich eiförmig in der Mitte der Radiärkanäle. Schirm mit acht langen perradialen Tentakeln ($1^1/_2$ Schirmdurchmesser), an der Spitze länglich keulenförmig verdickt; 8 interradiale und 16 adradiale Tentakelanlagen. Keine Cirren, 8 Randbläschen neben den interradialen Tentakeln.

Schirmhöhe: 3 *mm*,
Schirmbreite: 6 *mm*.

Färbung: Wasserhell.

Vorkommen: Im Februar, vereinzelt.

Bemerkung: Nach Browne und Bigelow trägt die Meduse in der Regel einen Scheitelaufsatz; unsere Form hat keinen Gallertaufsatz.[1]) Über den Schirmrand gibt es verschiedenartige Angaben (Maas, Vanhöffen); wir waren in der Lage, auf Grund eines uns vorliegenden erwachsenen Exemplars, das wir lebend studierten und das uns in sehr gutem Konservierungszustand erhalten ist, den Schirmrand genauer zu untersuchen. Nach unseren Beobachtungen gibt es bei *Rhopalonema* überhaupt keine Cirren. Das, was man eventuell als Cirren deuten könnte, sind nichts anderes als die Anlagen der interradialen und adradialen Tentakel. Auch Mayer ist, wie wir nachträglich gesehen haben, der gleichen Ansicht, obwohl er den Sekundärtentakeln eine etwas andere Form zuschreibt als den Primärtentakeln. Es liegt kein Grund vor, diese Bildungen, die sich von den Tentakeln nur durch ihre geringere Größe unterscheiden, aber mit ihnen in bezug auf den übrigen Bau vollständig übereinstimmen, als Cirren zu deuten. Die Abbildung, die Vanhöffen (57, Taf. XI, Fig. 32) vom Schirmrande gibt, ist offenbar auf Grund sehr schlecht konservierten Materials ausgeführt. Bei unserem Exemplar sind die 8 inter-

[1]) Ein flacher Scheitelaufsatz trat erst nach längerer Konservierung auf und ist demnach ein Kunstprodukt.

radialen Tentakelanlagen zweiter Ordnung länger als die 16 adradialen dritter Ordnung.

Genus Aglaura Péron et Lesueur 1809 = Aglaura Haeckel 1879 = Aglaura Maas 1893, 1905.

Aglaura hemistoma Péron et Lesueur 1809
„ „ Haeckel 1879
„ „ Vanhöffen 1902
„ „ Bigelow H. B. 1909.

Die im Golfe sehr häufige Meduse gehört zu den kleinsten Varietäten der *Aglaura hemistoma* und entspricht am besten der Varietät *nausicaa* Haeckel. Sie ist in Form und Habitus sehr variabel; beim lebenden Tier ist die Form mehr zylindrisch, ebenso hoch als breit, mit flachem aufsitzendem Kegelstumpf, während die konservierte Meduse etwas in die Länge gestreckt ist und eher prismatische Form annimmt, wobei die Konturen des oberen Teiles der Umbrella deutlicher hervortreten. Die Tentakel sind nur selten vollständig zu sehen, da sie sehr hinfällig sind. Bei jungen Exemplaren sind sie länger als die Schirmhöhe; ihre Zahl schwankt von 30—50.

Schirmhöhe: bis 3 *mm*,
Schirmbreite: bis 2·2 *mm*.

Färbung: Magen weißlich bis blaßrosa.

Vorkommen: Das ganze Jahr hindurch in geschlechtsreifem Zustande.

Bemerkung: Die Gonaden können eine abnorme Ausbildung aufweisen, worüber wir im Kapitel „Anomalien" berichten.

Geryonidae Eschscholtz sens. restrict. = — Gegenbaur 1856 = — Haeckel 1879 = — Maas 1893, 1905, 1906 = — Vanhöffen 1902.

Genus Liriope Lesson 1843 = Liriantha + Liriope + Glossoconus + Glossocodon Haeckel 1879 = Liriope Maas 1893, 1904.

Liriope eurybia Haeckel 1864, 1879
„ „ Graeffe 1884
„ „ Maas 1893, 1904.

Diese Meduse haben wir im geschlechtsreifen Zustand in den Wintermonaten häufig gefunden und stimmen wir mit Graeffes Angaben über dieselbe überein. Die Jugendform, von der wir im Oktober und November sehr zahlreiche Exemplare gefunden haben, entspricht den Jugendstadien der *Liriope mucronata* Gegenbaur

und ist durch den Besitz von 12 Tentakeln ausgezeichnet. Viele Exemplare darin mit ganz verstrichenem Magen.

Schirmdurchmesser: bis über 10 *mm*.

Färbung: Wasserhell, auch die Gonaden fast durchsichtig.

Vorkommen: Vom Oktober bis Dezember.

Genus Geryonia (in parte) Péron et Lesueur 1809 = Geryonia Eschscholtz 1829 = Geryones + Geryonia + Carmaris + Carmarina Haeckel 1879 = Geryonia Maas 1893 = — Vanhöffen 1902 = — Bigelow 1909.

Geryonia proboscidalis Eschscholtz 1829
„ „ Haeckel 1879
„ „ Graeffe 1884
Carmarina hastata Haeckel 1879
„ „ Graeffe 1884.

Von Graeffe (17) selten in den Herbst- und Wintermonaten beobachtet, wir haben diese Meduse nicht gefunden.

D. Narcomedusae Haeckel 1879.

Solmaridae Haeckel 1879 sensu Maas 1904, 1905, 1906 (Peganthidae + Solmaridae Haeckel).

Genus Solmaris[1]) Haeckel sens. emend. = Polycolpa (unreif?) + Solmaris Haeckel 1879 = Solmaris Maas 1895, 1897, 1905.

Solmaris leucostyla Haeckel 1879 (leucostylus)
Polyxenia leucostyla Will 1844
Solmaris leucostyla Graeffe 1884.

(Taf. IV, Fig. 39.)

Schirm schwach gewölbt, uhrglasförmig, 10—18 Tentakel (bei Jugendformen dick, später dünner), anfangs gewöhnlich kürzer als der Schirmradius, später bis viermal den Schirmradius. Läppchen viereckig, quadratisch bis rechteckig, bis 3 Rhopalien zwischen je 2 Tentakeln. Mund groß, kreisförmig von der Gonade umgeben. Bei Juli-Exemplaren war dieselbe in Form einer trüben Schichte längs des ganzen Magens ausgebildet und wir haben diese Exemplare als Männchen angesprochen, erst Ende August traten einige Exemplare mit sehr deutlich ausgebildeten Eiern auf (Fig. 39). Die

[1]) Von *Solmaris* liegt uns zahlreiches Material vor, das eine sehr eingehende Untersuchung erfordern würde. Durch äußere Gründe zum Abschlusse der Arbeit gedrängt, behalten wir uns eine weitere Bearbeitung des interessanten Materials für später vor.

Eier sind bei kleineren Formen kranzförmig angeordnet, gewöhnlich zwischen je zwei Tentakeln eines, manchmal zwei, selten keines; sie erscheinen feinkörnig, mit exzentrischem Kerne in einem grobkörnigen Stroma liegend. Bei größeren Formen sind sie viel zahlreicher und in mehreren konzentrischen Ringen angeordnet.

Schirmdurchmesser: 1—7 *mm*.

Färbung: Jugendformen weißlich-gelblich, undurchsichtig, spätere Stadien durchsichtig.

Vorkommen: Juli bis Jänner.

Solmaris Vanhöffeni n. sp.

(Taf. IV, Fig. 40.)

Schirm hochgewölbt, beinahe halbkugelig. 6—16 dünne fadenförmige Tentakel bis 3mal und mehr so lang als der Schirmdurchmesser. Rand gekerbt, Läppchen doppelt so breit als hoch, 1—3 Rhopalien zwischen je 2 Tentakeln. Ringförmige Gonade, bei jüngeren Formen mit 6 Tentakeln schon gut entwickelt.

Schirmhöhe, ca. 1 *mm*,

Schirmbreite: ca. 0·5 *mm*.

Färbung: Weißlich-gelblich, durchsichtig, Gonade lichtbräunlich.

Vorkommen: Juli bis Dezember, immer mit Gonaden.

Bemerkung: Unsere Form steht der *Solmaris leucostyla* Haeckel am nächsten, unterscheidet sich jedoch von ihr durch die geringere Größe, durch die länglichen, seitlich abgerundeten Läppchen und vor allem durch die viel längeren Tentakel, die hier mehr als dreimal so lang als der Schirmdurchmesser werden, während gleich große Exemplare von *Solmaris leucostyla* ganz kurze Tentakel haben.

Aeginidae sens. ampl. Mayer 1910 = Cunanthidae + Aeginidae Haeckel 1879.

Genus Solmundella Haeckel sens. Maas = Aeginella + Solmundella Haeckel 1879 = Aeginopsis Müller 1851 = Aeginopsis Graeffe 1874 = Aeginopsis Maas 1893, 1904, 1905, 1906 = Solmundella Vanhöffen 1907.

Solmundella bitentaculata var. mediterranea Haeckel 1879

Aeginopsis mediterranea Gegenbaur 1856
" " Leuckart 1856
" " Graeffe 1884
" " Maas 1905, 1906

Aeginella dissonema Haeckel 1879
„ „ Agassiz und Mayer 1899
„ „ Mayer 1900
„ „ Bigelow H. B. 1904

Zahlreiche Exemplare, darunter auch viele geschlechtsreife in den Wintermonaten beobachtet. Unsere Form ist jedenfalls *Solmundella bitentaculata mediterranea*, weil bei einer Glockenweite von 4—6 *mm* viele Exemplare bereits ausgebildete Gonaden haben, was nach Maas bei *bitentaculata* erst bei einer Größe von mindestens 8 *mm* der Fall ist. Tentakel unserer Form ca. 3—4 mal so lang als der Schirmdurchmesser. Zwischen den großen Tentakeln, vereinzelt und unregelmäßig verteilt, kleine Tentakel. Graeffe hat diese Meduse nie im geschlechtsreifen Zustande gesehen; uns liegt dieselbe in zahlreichen geschlechtsreifen Exemplaren vor.

Schirmdurchmesser: bis 6 *mm*.

Färbung: Tentakel und Gonaden weißlich.

Vorkommen: In den Wintermonaten, November bis Dezember.

E. Anomalien.

Wir wollen hier die beobachteten abnormen Exemplare kurz behandeln, ohne näher darauf einzugehen, da wir uns die darauf bezügliche Literatur zum großen Teile nicht verschaffen konnten.

Die Zahl der aufgefundenen abnormen Exemplare ist eine sehr geringe und auf wenige Arten verteilt, und ist für eine jede neben dem betreffenden Namen in Klammern angegeben.

Abnorme Exemplare von:

A. Anthomedusen.

Cytaeis exigua Haeckel (3),
Lizzia octostyla Haeckel (2),
Proboscidactyla ornata Browne (1).

B. Leptomedusen.[1])

Obelia (Form β und γ) (3),
Phortis pellucida Neppi (zahlreiche),
Aequorea Forskalea Péron et Lesueur (einige).

C. Trachymedusen.

Olindias phosphorica Haeckel (3),
Aglaura hemistoma Péron et Lesueur (4),

D. Narcomedusen.

Keine.

[1]) Über *Phialidium variabile* Claus haben wir (Neppi u. Stiasny, 44*c*) separat berichtet.

Cytaeis exigua Haeckel.

(Taf. IV, abnorm, Fig. 1 und 2.)

Ein Exemplar (Fig. 1) mit sechs Radiärkanälen und sechs Tentakeln; die zwei überzähligen Kanäle (schmäler) in zwei gegenüberliegenden Quadranten, an ihrem distalen Ende zwei Tentakel mit kleinerem Bulbus und kürzerem Faden als die vier perradialen.

Magen fast bis zum Schirmrande reichend, Mundgriffel nicht wahrnehmbar, exumbrellare Nesselzellen, keine Gonaden.

Schirmhöhe: 0·92 *mm*,
Schirmbreite: 0·81 *mm*.

Fig. 2 stellt ein zweites abnormes Exemplar dar mit sieben Tentakeln, wovon die drei interradialen etwas kleiner als die perradialen sind. In einem Quadranten hat sich kein interradialer Tentakel eingeschoben. 4 Radiärkanäle. Geschlechtsreif.

Schirmhöhe: 1·148,
Schirmbreite: ca. ebenso.

Bei einem dritten Exemplare außer den vier perradialen Tentakeln noch zwei interradiale in zwei nebenstehenden Quadranten. Kleines Exemplar mit langem Magen und Gonadenanlagen.

Schirmhöhe: 0·53,
Schirmbreite: 0·59.

Lizzia octostyla Haeckel.

(Taf. IV, abnorm, Fig. 3.)

Ein Exemplar mit Medusenknospen hatte nur sechs Mundgriffel (3 Paare); jedoch war die normale Mundgriffelzahl wiederhergestellt, indem aus einer neben der Mundöffnung des Muttertieres liegenden Knospe zwei Mundgriffel (in anderen Fällen immer alle 8 zugleich) hervortraten.

Schirmhöhe: 0·6 *mm*,
Schirmbreite: 0·7 *mm*.

Ein zweites, ganz junges Exemplar ohne Knospen, hatte nur fünf Tentakelbulben.

Proboscidactyla ornata Browne.

Bei einem Exemplar mit 8 Tentakeln und einmal gegabelten Radiärkanälen war ein Radiärkanal einfach, während der nächste zwei Seitenäste hatte, die nach entgegengesetzter Richtung verliefen.

Obelia.

(Taf. IV, abnorm, Fig. 4 und 5.)

Fig. 4. Ein Exemplar von der Form β mit zwei Radiärkanälen und zwei Gonaden.

Schirmdurchmesser: 1·3 *mm*.

Fig. 5. Ein höchst abnormes Exemplar von der Form γ. Interessant ist die Vervielfältigung des Magens (zwei größere und ein kleiner) und die reiche, komplizierte Verästelung der Radiärkanäle.

Schirmdurchmesser: 5·4 *mm*.

Ein zweites Exemplar von derselben Form, mittelgroß, mit reifen Gonaden, hatte einen blinden Gabelast am proximalen Drittel eines Radiärkanals, halb so lang wie der Schirmradius, fast senkrecht zum Hauptkanal, gegen das freie Ende etwas erweitert, so daß dasselbe kolbenförmig erschien.

Phortis pellucida Neppi.

Obwohl der eine von uns (Neppi, 42) schon früher eine spezielle Arbeit über Anomalien bei dieser Meduse und bei *Eirene plana* veröffentlicht hat, wurde das reichlich zur Verfügung stehende Material zu weiteren Studien benützt, jedoch nur die Exemplare mit mehrfachem Magen oder besonders interessante Fälle von Regulation berücksichtigt.

Sämtliche Exemplare (11) waren cirrenlos, also als *Phortis pellucida* zu bestimmen und davon 8 mit doppeltem Magen. Im allgemeinen wiederholen letztere die schon an andrer Stelle beschriebenen Anomalien; in drei Fällen war die Meduse auch sonst abnorm, und zwar wurde bei zwei Exemplaren eine Maschenbildung im Verlaufe eines Radiärkanals, bei einem dritten die Dreizahl der Radiärkanäle konstatiert.

Besonders interessant erwies sich ein Exemplar mit zwei Magen, wo der Hauptmagen normal und der Nebenmagen mit drei Mundzipfeln und drei Magentaschen an einem Radiärkanal nahe dem proximalen Ende lag; aus dem Nebenmagen gingen zwei Kanäle hervor, die längs des Magenstiels verliefen (daher waren im Magenstiel fünf Kanäle) und sich an der Magenstielbasis vereinigten, so daß die Vierzahl wieder hergestellt war.

Regulation allein wurde dreimal beobachtet.

Erstes Exemplar: Magen mit fünf Mundlappen und 5 Magentaschen, aus welchen 5 Radiärkanäle ausgehen. Zwei gehen an der Magenstielbasis ineinander über, so daß nur drei Radiärkanäle übrig

blieben, wenn nicht einer der nächstliegenden Radiärkanäle schon in der Mitte des Magenstiels einen Gabelast bildete, der sich nebst den anderen drei an normaler Stelle in der Subumbrella fortsetzt.

Zweites Exemplar: Magen mit 4 Mundlappen und 4 Magentaschen, aus einer derselben geht aber kein Kanal hervor. In der Mitte der Umbrella gabelt sich ein Radiärkanal, gegenüber dem fehlenden, so daß wenigstens distal 4 Kanäle verlaufen.

Drittes Exemplar: Magen mit 4 Mundlappen und 4 Magentaschen. Ein Radiärkanal gabelt sich bald nach dem Ursprunge und der Gabelast läuft neben dem nächsten Radiärkanal, mit welchem er sich am distalen Ende vereinigt.

Aequorea Forskalea Péron et Lesueur.

(Taf. IV, abnorm. Fig. 6.)

Abnorme Exemplare sind sehr häufig; wir beschränken uns darauf, einen ganz besonders komplizierten Fall abzubilden (Fig. 6), wo sämtliche den Verlauf der Radiärkanäle betreffende typische Anomalien vorkommen. Schirmbreite 67 *mm*.

Olindias phosphorica Haeckel.

Unter wenigen geschlechtsreifen Exemplaren waren bei dreien zwei Radiärkanäle aneinander genähert, so daß drei Quadranten deformiert wurden; in einem Falle hatten sich die zwei nebeneinanderverlaufenden Radiärkanäle distal vereinigt.

Aglaura hemistoma Péron et Lesueur.

Bei zwei Exemplaren wurde eine einheitliche, kranzförmige Gonade beobachtet, ähnlich wie von Mayer (39, II, p. 399, Fig. *B* und *C*) abgebildet. Bei einem weiblichen Exemplar waren nur vier längliche Gonadensäcke vorhanden, bei einem männlichen Exemplar war ebenso eine vierteilige Gonade ausgebildet, jedoch waren die vier Säcke an der Basis miteinander verbunden, so daß eine vierlappige, kragenartige Gonade entstand.

III. Literaturverzeichnis.

Die folgende Liste umfaßt nur die wichtigsten der von uns eingesehenen und zitierten oder unmittelbar für die vorliegende Arbeit in Betracht kommenden Medusenarbeiten. Von der Anfertigung einer vollständigen Liste glaubten wir Abstand nehmen zu können, da die in den letzten Jahren erschienenen Monographien von Bigelow, Maas und Hartlaub sehr ausführliche Literaturverzeichnisse enthalten und Mayers großes Medusenwerk die ganze Medusen-Literatur in Betracht zieht.

1. Allman G. J., 1871—1872. A Monograph of the gymnoblastic or tubularian hydroids. Ray Soc. London.
2. Bigelow H. B., 1909. The medusae. Memoirs of the Museum of Comp. Zool. at Harvard College, V. XXXVII.
3. Böhm R., 1878. Helgoländer Leptomedusen. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw., V. 12.

3 *a*. Broch H., 1912. Hydroiduntersuchungen. III. Vergleichende Studien an adriatischen Hydroiden. Kgl. Norske Videnskab. selskabs skrifter, 1911. NR. 1. Aktietrykkeriet: Trondjem.

4. Browne E. T., 1896. The Medusae of Valencia harbour. The Irish Naturalist, Dublin.
5. — 1896. On British Hydroids and Medusae. Proc. Zool. Soc. London.
6. Busch W., 1851. Beobachtungen wirbelloser Seetiere. Berlin.
7. Claus C., 1877. Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. Math.-Naturw. Klasse K. Akad. Wiss., Wien, V. 38.
8. — 1880. Über Aequorea Forskalea Esch. als Aequoride des Adriatischen Meeres. Arb. Zool. Inst., Wien-Triest, V. 3.
9. — 1881. Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden- und Eucopidenentwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien-Triest, V. 4.
10. — 1883. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig.
11. Cori C. J. und Steuer A., 1901. Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes in den Jahren 1899 und 1900. Zool. Anz., V. 24.
12. Delage Y. et Hérouard E., 1901. Traité de Zoologie concrète. Les Coelentérés, V. II.
13. Eschscholtz Fr., 1829. System der Acalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. Berlin.
14. Forbes E., 1848. A Monograph of the British naked-eyed Medusae. Ray Soc. London.

15. Gegenbaur C., 1856. Versuch eines Systems der Medusen, mit Beschreibung neuer oder wenig gekannter Formen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna des Mittelmeeres. Zeit. f. wiss. Zool., V. 8.

16. Graeffe E., 1874. Über die Erscheinungszeiten der pelagischen Hydromedusen und Acalephen im Meeresbusen der Adria bei Triest. Bollettino Soc. Adriatica Sc. Nat. Trieste, Vol. 1.

17. — 1884. Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest. Arb. der Zool. Inst. Wien und Triest, V. 5.

18. Haeckel E., 1864. Beschreibung neuer craspedoten Medusen aus dem Golfe von Nizza. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw., V. 1.

19. — 1879. Das System der Medusen. Teil 1, System der Craspedoten. Jena.

20. Hargitt C. W., 1904. Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitt. Zool. Stat. Neapel, V. 16.

21. Hartlaub C., 1892. Zur Kenntnis der Anthomedusen. Nachrichten der K. Ges. Wiss., Göttingen.

22. — 1894. Die Coelenteraten Helgolands. Wiss. Meeresuntersuch., N. F. Vol. I. Kiel und Leipzig.

23. — 1895. Die Polypen und Quallen von *Stauridium productum* Wright und *Perigonimus repens* Wright. Zeit. f. wiss. Zool., V. 61.

24. — 1897. Die Hydromedusen Helgolands. Zweiter Ber. Wiss. Meeresuntersuch., N. F. Vol. II, Kiel und Leipzig.

25. — 1907. Craspedote Medusen, 1. Teil, 1. Lief., Codoniden und Cladonemiden, Nord. Plankton, V. 12, Kiel.

26. — 1909. Über einige von Ch. Gravier in Djibuti gesammelte Medusen. Zool. Jahrb. Abt. Syst., V. 27.

27. — 1911. Craspedote Medusen, 1. Teil, 2. Lief., Margelidae, Nord. Plankton, Vol. 12, Kiel.

28. Keferstein W. und Ehlers E., 1861. Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859—1860 in Neapel und Messina. Leipzig.

29. Kölliker A., 1853. Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen von C. Gegenbaur, A. Kölliker und H. Müller, II. Über Quallen. Zeitschr. f. wiss. Zool., V. 4.

30. Lang A., 1886. Gastroblasta Raffaelei. Eine durch eine Art unvollständiger Teilung entstehende Medusenkolonie. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw., V. 19.

31. Leuckart R., 1856. Beiträge zur Kenntnis der Medusenfauna von Nizza. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 22, V. 1.

32. Maas O., 1893. Die craspedoten Medusen der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Exp., V. 2, Kiel und Leipzig.

33. — 1904. Méduses provenant des Campagnes des yachts Hirondelle et Princesse Alice (1886—1903). Résultats des Camp. Sc. etc. par Albert Ier, Prince Souverain de Monaco . . ., fasc. 28.

34. — 1905. Die craspedoten Medusen der Siboga-Expedition. Siboga-Expeditie, Monogr. 10.

35. — 1909. Japanische Medusen. Beiträge zur Naturg. Ostasiens. Abh. der math.-phys. Klasse der K. Bayer. Ak. der Wissensch., I. Suppl.-Bd., München.

36. Mayer A. G., 1900. Some Medusae from the Tortugas, Florida. Bulletin of the Museum of Comparative Zool., V. 37.

37. — 1900. Description of new and little-known Medusae from the western Atlantic. Ibid. V. 37.

38. — 1904. Medusae of the Bahamas. Mem. Nat. Sc. Brooklyn Inst., Vol. I.

39. — 1910. Medusae of the World. Washington.

40. Markow M., 1908. Mitteilungen über das Plankton des Schwarzen Meeres in der Nähe von Sebastopol. Zool. Anz., V. 33.

41. Metschnikoff E., 1886. Medusologische Mitteilungen. Arb. Zool. Inst. Wien-Triest, V. 6.

42. Neppi V., 1909. Über Anomalien bei Medusen der Gattung *Irene* und *Tima*. Archiv für Entwicklungsmech. der Organismen, V. 28.

43. — 1910. Über die im Golfe von Triest vorkommenden Medusen der Gattung *Irene* und *Tima*. Arb. Zool. Inst. Wien-Triest, V. 18.

44. Neppi V. und Stiasny G., 1911. Die Hydromedusen des Golfes von Triest (vorläufige Mitteilung). Zool. Anz., V. 38.

44*a*. Neppi V., 1912. Adriatische Hydromedusen. Sitzungsber. k. Ak. d. Wiss., Wien, CXXI. Bd.

44*b*. Neppi V. und Stiasny G., 1912. Nachtrag zu unserer Mitteilung: Die Hydromedusen des Golfes von Triest. Zool. Anz., V. 39.

44*c*. Neppi V. und Stiasny G., 1913. Zur Kenntnis der Teilungsstadien von *Phialidium variabile* Claus (i. e. *Gastroblasta raffaelei* Lang). Zool. Anz., V. 41.

45. Steuer A., 1902. Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes im Jahre 1901. Zool. Anz., V. 25.

46. — 1904. Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes im Jahre 1902. Zool. Anz., V. 27.

46*a*. — 1910. Planktonkunde. Leipzig und Berlin.

47. Stiasny G., 1908. Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes im Jahre 1907. Zool. Anz., V. 32.

48. — 1909. Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes im Jahre 1908. Zool. Anz., V. 34.

49. — 1909. Über eine atlantische *Tima* im Golfe von Triest. Arb. Zool. Inst. Wien-Triest, V. 17.

50. — 1910. Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes im Jahre 1909. Zool. Anz., V. 35.

51. —, 1911, Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes während des Jahres 1910. Zool. Anz., V. 37.

51*a*. — 1912. Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes im Jahre 1911. Zool. Anz., Vol. 39.

52. Stossich M., 1885. Prospetto della fauna del Mare Adriatico. Parte VI. Coelenterata. Boll. Soc. Adriatica Sc. Nat. Trieste, V. 9.

53. Torrey H. B., 1909. The Leptomedusae of the San Diego Region. Univ. California Publ. Zool., V. 6.

54. Trinci G., 1903, Di una nuova specie di „*Cytaeis*“ gemmante del Golfo di Napoli. Mitt. d. Zool. Station Neapel, V. 16.

55. Trinci G., 1904. Notizie sulla gemmazione della *Dysmorphosa minuta* A. G. Mayer e sulla biologia delle *Margelidae* in generale. Monitore Zool. It., XV. Jahrg., Nr. 9.

56. Vanhöffen E., 1891. Versuch einer natürlichen Gruppierung der Anthomedusen. Zool. Anz., V. 14.

57. — 1902. Die craspedoten Medusen der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898 1899. 1. Trachymedusen. Wiss. Ergebn. d. Deutschen Tiefsee-Exp. „Valdivia“, V. 3.

58. — 1907. Die Familie der Narcomedusen. Zool. Anz., V. 32.

59. — 1911. Die Anthomedusen und Leptomedusen der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898/1899. Wiss. Erg. d. D. Tiefsee-Exp. „Valdivia“, Vol. 3.

60. Will J. G. F., 1844. Horae tergestinae oder Beschreibung und Anatomie der im Herbste 1843 bei Triest beobachteten Acalephen.

Triest, k. k. Zoologische Station. im Jänner 1912.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Dicodonium adriaticum* juv.
Fig. 2. *Sarsia gemmifera.*
Fig. 3. *Sarsia gemmifera* juv., mit Stielkanal (= S. clavata).
Fig. 4. *Sarsia (Stauridiosarsia) producta.*
Fig. 5. *Slabberia halterata.*
Fig. 6. *Eucodonium Brownei.*
Fig. 7. *Ectopleura Dumortieri,* ohne Gonaden.
Fig. 8. *Stomotoca dinema,* geschlechtsreif.
Fig. 9. *Pandea sp.* (Jugendstadium).
Fig. 10. *Tiara tergestina* n. sp., geschlechtsreif.
Fig. 11. *Cytaeis exigua,* 4 Tentakel, geschlechtsreif.
Fig. 12. *Podocoryne minuta,* Jugendform mit 4 Tentakeln und Scheitelaufsatz.

Tafel II.

Fig. 13*a* und *b*. *Podocoryne minuta* im ausgebildeten Zustand, mit 8 Tentakeln.
Fig. 14. *Podocoryne Hartlaubi* n. sp., Gonaden am Magen und an den Radiärkanälen.
Fig. 15. *Thamnostoma dibolia,* geschlechtsreif, mit gestielten Ocellen.
Fig. 16. *Lymnorea sp.*
Fig. 17. *Bougainvillia autumnalis* im Cytaeisstadium.
Fig. 18. *Bougainvillia autumnalis* im Lizusastadium.
Fig. 19. *Bougainvillia autumnalis* mit einmal dichotom verzweigten Mundgriffeln.
Fig. 20. *Bougainvillia autumnalis* mit zweimal dichotom verzweigten Mundgriffeln.
Fig. 21*a* und *b*. *Bougainvillia autumnalis* mit dreimal dichotom verzweigten Mundgriffeln.
Fig. 22. *Lizzia octostyla* mit Gonaden und Knospen.
Fig. 23. *Rathkea Blumenbachii* mit Knospen.
Fig. 24. *Proboscidactyla ornata* juv. mit 4 einfachen Radiärkanälen und 4 Tentakeln.

Tafel III.

Fig. 25. *Proboscidactyla ornata* mit 4 einmal dichotom verzweigten Radiärkanälen und 8 Tentakeln.
Fig. 26. *Thaumantias hemisphaerica.*
Fig. 27. *Laodicea cruciata* juv.
Fig. 28. *Laodicea cruciata* juv., ein weiteres Entwicklungsstadium.
Fig. 29. *Laodicea cruciata,* Schirmrand, um die Verteilung der Kolben und Cirren zwischen den Tentakeln zu zeigen.
Fig. 30. *Laodicea Bigelowi* n. sp.

Fig. 31. *Laodicea Bigeloui* n. sp., Schirmrand. (Tentakel mit Sporen, Kolben, keine Cirren.)
Fig. 32. *Eucheilota Maasi* n. sp. juv.
Fig. 33. *Eucheilota Maasi* n. sp. mit Gonadenanlagen.
Fig. 34. *Saphenia Spec. A.*

Tafel IV.

Fig. 35. *Saphenia Spec. B.*
Fig. 36. *Eutimium scintillans.*
Fig. 37. *Eucopide Gen.? Spec.?* (von oben).
Fig. 38. *Rhopalonema relatum,* Schirmrand, mit Tentakeln I., II. und III. Ordnung.
Fig. 39. *Solmaris leucostyla,* ein Teil der Magenwand mit deutlich ausgebildeten Eiern.
Fig. 40. *Solmaris Vanhöffeni* n. sp.
Fig. 1. Abnorm. *Cytaeis exigua* mit 6 Radiärkanälen und 6 Tentakeln.
Fig. 2. Abnorm. *Cytaeis exigua* mit 4 Radiärkanälen und 7 Tentakeln.
Fig. 3. Abnorm. *Lizzia octostyla* mit 3 Mundgriffelpaaren.
Fig. 4. Abnorm. *Obelia* β mit 2 Radiärkanälen und 2 Gonaden.
Fig. 5. Abnorm. *Obelia* γ mit 2 großen und einem kleinen Magen und reichlicher Verästelung der Radiärkanäle.
Fig. 6. Abnorm. *Aequorea Forskalea* mit stark abnormem Verlauf der Radiärkanäle.

Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden.

(1. Mitteilung.)

Von

Dr. **Hanns Plenk.**

(Mit einer Tafel.)

I. Einleitung.

Vorbemerkung.

Das Material, welches mir für diese Arbeit zur Verfügung stand, umfaßt nicht den ganzen Entwicklungszyklus, sondern bloß die Stadien bis zur freischwimmenden Larve. Da ich momentan nicht in der Lage bin, weitere Stadien zu sammeln und die Arbeit fortzusetzen, veröffentliche ich die bisherigen Ergebnisse als erste Mitteilung, um ihr Erscheinen nicht auf unbestimmte Zeit hinauszuschieben, besonders im Hinblicke darauf, daß auch die bisherigen Resultate schon von Interesse sind, insoferne sie die Angaben meiner Vorgänger mehrfach berichtigen und erweitern.

Zur Präzisierung der untersuchten Species.

Ich untersuchte dieselbe Species wie KOWALEVSKY und SHIPLEY; nur erscheint bei diesen der Genusname Cistella bloß in Parenthese neben dem Namen Argiope. Ich folge jener Nomenklatur, welche Cistella als Subgenus von Argiope abtrennt. Die beiden Genera sind unschwer zu unterscheiden, da Cistella eine ungefähr herzförmige, glatte Schale besitzt, im Gegensatze zur pectenartig gefurchten von Argiope. SCHULGIN[1]) beschreibt in der zitierten Arbeit mehrere Species von Argiope, darunter ausführlicher *Argiope Kowalewskii*, welchen Namen er für *A. neapolitana* einführt; der

[1]) SCHULGIN, Argiope Kowalewskii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1885.

selbe erscheint jedoch, soviel ich weiß, nicht allgemein anerkannt, weshalb ich bei der alten Bezeichnung bleibe. Ob der Besitz von Bruttaschen auch der Gattung Argiope (sensu strictiori) zukommt, erscheint mir zweifelhaft; denn ich habe hunderte von Exemplaren mehrerer Argiope-Arten zur Zeit der Geschlechtsreife untersucht aber niemals Embryonen in den Tieren gefunden. Eine anatomische Untersuchung habe ich nicht vorgenommen.

Literatur über Brachiopoden-Entwicklung.

Bis zu Beginn unseres Jahrhunderts lagen nur zwei Arbeiten vor, welche auch die ersten Entwicklungsstadien umfaßten: die von KOWALEVSKY und von SHIPLEY, beide über Cistella Neapolitana. (KOWALEVSKYS Arbeit behandelt außerdem fragmentarisch zwei Terebratula-Arten und *Thecidium mediterraneum*). SHIPLEYS Arbeit, welche auch auf das erwachsene Tier sich erstreckt, bringt gegenüber KOWALEVSKY kaum etwas Neues. Die wichtigsten Befunde waren die Feststellung einer entodermalen Coelomabfaltung sowie der Schließung des Urmundes vermutlich an der Durchbruchsstelle des definitiven Mundes; ferner die Entstehung des Mantels, des Armapparates, der Muskulatur. Die von KOWALEVSKY entsprechend den äußeren Körperabschnitten angenommene innere Segmentierung wurde schon von SHIPLEY als unrichtig erkannt.

Eine größere, zusammenhängende Arbeit liegt noch von MORSE über Terebratulina vor, welche aber nur die späteren Stadien behandelt, also über die Coelom- und Urmundfrage keinen Aufschluß gewährt, doch sonst unsere Kenntnisse mehrfach bereichert hat. (Von Vertretern der Testicardines wurden noch gelegentlich einzelne Stadien beschrieben; ich erwähne die ältesten Angaben über Larvenstadien von Thecidium von LACAZE-DUTHIERS, BEECHERS Notizen über Terebratalia-Stadien.)

Nun zu den Ecardines: Eine größere Arbeit ist die von BROOKS über Lingula, doch fehlen auch hier die ersten Stadien. (Eine pelagische Larve, ähnlich der Lingula-Larve wurde seinerzeit von FRITZ MÜLLER beschrieben und dürfte nach BLOCHMANNS Untersuchungen mit großer Wahrscheinlichkeit *Discinisca atlantica* angehören.)

1902 endlich erschienen die Arbeiten CONKLINS über Terebratulina und YATSUS über Lingula. Erstere erstreckt sich ungefähr über die in BROOKS Arbeit fehlenden Stadien, letztere enthält eine wirklich erschöpfende Darstellung des ganzen Entwicklungsganges von Lingula. Ich erwähne hier nur, daß die entoder-

male Coelombildung und die Schließung des Urmundes an der Stelle des definitiven Mundes auch bei diesen Arten sicher festgestellt wurde, und werde im Detail auf beide Arbeiten noch mehrfach zu sprechen kommen.

Material und Methode.

Die Embryonen bis zum freischwimmenden Stadium findet man bei Cistella in den Bruttaschen des Muttertieres. (Über deren Bau und Lage sieh die Arbeiten Shipleys und Schulgins.) Bis zu diesem Stadium ist ein vollständiges Material verhältnismäßig leicht zu erlangen. Die Tiere wurden in der Zeit vom halben März bis halben April bei der griechischen Insel Cerigo in ca. 100 *m* Tiefe gedredscht. *Cistella neapolitana* war dort nicht allzu häufig, viel seltener als verschiedene Argiope-Arten. Die Embryonen wurden nach Öffnung des erwachsenen Tieres unter dem binokulären Mikroskop mit der Nadel herauspräpariert, mit der Pipette auf einem Objektträger für 1—2 Minuten in Sublimat-Eisessig (5% Eisessig auf gesättigte Subl.-Lös.), hierauf in Jodalkohol gebracht.

An Totopräparaten des lebenden Embryos konnte ich wegen Zeitmangels und infolge der großen Undurchsichtigkeit des Objektes nur wenig studieren. Ich verfertigte Paraffinschnittserien von 3 μ Dicke; als einzig befriedigendes Färbemittel erwies sich Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Die Klarheit der Präparate, namentlich der jüngeren Stadien, leidet sehr durch die sich stark färbenden Dotterkörner.

II. Ei, Blastula, Gastrula, Coelombildung.

Der größte Durchmesser des Eies ist durchschnittlich 120 μ. Bis zum Stadium des Ausschwärmens wächst der Embryo auf eine durchschnittliche Länge und Breite von 180, respektive 150 μ heran. Eine Membrana vitellina wie Yatsu bei Lingula konnte ich nicht konstatieren. Über den Befruchtungs- und Furchungsprozeß habe ich keine näheren Beobachtungen gemacht; ich besitze lediglich einige dem 2- und 4-Zellenstadium angehörige Präparate. Der Dotter ist in diesen Stadien feinkörnig verteilt, im Gegensatze zu den größeren Körnern, in welchen er später auftritt.

Die Blastula (Fig. 1 u. 11) besitzt eine deutliche Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle); am auffallendsten ist der Umstand, daß sie bereits dorso-ventral abgeplattet erscheint. Ich füge hinzu, daß diese Angabe nur auf der Untersuchung von Schnittserien be-

ruht; ich gebe sie daher vorbehaltlich einer Nachuntersuchung an lebendem Material wieder.

Die Gastrulation geschieht durch Invagination, wie auch schon Kowalevsky und Shipley festgestellt haben; bezüglich der Orientierung des Urmundes zu den Körperachsen finde ich bei ihnen keine präzisen Angaben. Nach meinen, wiederum nur durch das Studium von Schnittserien gewonnenen Befunden erfolgt die Einstülpung an der Ventralseite, also nicht gegenüber dem Apikalpol (Fig. 2). Dieses mit der Gestalt der Blastula zusammenhängende Verhalten bedarf gleichfalls einer Nachprüfung.

Das Coelom entsteht in Form von zwei Säckchen aus dem Entoderm, u. zw. durch Abfaltung. Dieser Prozeß geht sehr frühzeitig, zugleich mit der Schließung des Urmundes vor sich. An Fig. 3 sieht man, daß der Embryo am Vorderende etwas breiter geworden ist; der vorne noch offene Urmund setzt sich nach hinten als Rinne fort. Also ein spaltförmiger Verschluß des Urmundes an der Ventralseite, von unten nach oben fortschreitend. Zwei Querschnitte durch dieses Stadium bringt Fig. 12. Der erste in der Höhe des noch offenen Urmundes geführte läßt erkennen, daß von der ventralen Wand des Urdarms, unmittelbar anschließend an den Urmund, zwei Falten gegen die dorsale Darmwand zu vorwachsen und auf diese Weise die Coelomsäcke abschnüren. Der zweite, weiter unten geführte Querschnitt dieser Serie zeigt den Urmund schon geschlossen und nur mehr als Rinne sichtbar, die Coelomsäcke vollständig abgeschnürt. Ihr Lumen ist sehr klein, das des Darmes vollständig obliteriert; letzterer hängt ventral noch mit dem Ektoderm zusammen. Während dieser Vorgänge ist noch eine geräumige primäre Leibeshöhle vorhanden. (In diesem Stadium konnte ich bereits den Stiel beobachten, mit welchem der Embryo bis zum freischwimmenden Stadium an der Wand der Bruttasche befestigt ist. Den genauen Zeitpunkt seines Auftretens konnte ich nicht ermitteln.)

Wichtig für die Erkennung der Ventralseite im Laufe der weiteren Entwicklung ist der Umstand, daß die Coelomsäcke nicht lateral vom Darm, sondern mehr an die Ventralseite gerückt liegen.

Bei Kowalevsky finde ich keine Erwähnung von dem spaltförmigen Verschluß des Urmundes; dagegen bringen meine Befunde eine Bestätigung seiner Darstellung der Coelomabfaltung nach der in mehrere Handbücher aufgenommenen bekannten Abbildung.[1]) Es

[1]) Kowalevskys Arbeit stand mir nur in der Analyse von Oehlert und Deniker zur Verfügung, wo dieser Vorgang merkwürdigerweise sehr unverständlich und ohne Heranziehung der erwähnten Abbildung dargestellt ist.

sei gleich hier erwähnt, daß die Coelomabfaltung bei Sagitta nicht mit unserem Fall zu vergleichen ist; denn bei dieser entspringen die Falten aus der dem Urmund gegenüberliegenden Wand des Entoderms, ganz abgesehen von der ganz anderen Orientierung des Urmundes gegenüber dem Apikalpol.

Bei Terebratulina erfolgt nach Conklin die Coelomanlage nicht paarig; nach vollständiger Verdrängung der primären Leibeshöhle sondert sich durch eine ungefähr halbkreisförmige, von vorn nach rückwärts wachsende Falte des Entoderms (die übrigens nur aus einer Zellschicht besteht) der Darm von dem als Coelom übrigbleibenden Teil der Urdarmhöhle.

Bei Lingula entstehen nach Yatsu die beiden Coelomsäcke aus kompakten Entodermmassen zu beiden Seiten des Darmes, in welchen die Coelomräume als Spalten auftreten. Der Urmund schließt sich in beiden Fällen an der Ventralseite, bei Lingula entsteht kurz nachher bereits an dieser Stelle das Stomodaeum als ektodermale Einstülpung, bei Terebratulina beschreibt Conklin die Einstülpung des Mundes in einem etwas späteren Stadium, gleichfalls ungefähr an der Verschlußstelle des Urmundes. Bei Terebratulina tritt während der Coelombildung eine dorso-ventrale Abplattung ein, wodurch die Körperachsen verschoben werden, der Urmund an die Ventralseite und nach vorne gerückt wird.

Über die Bildung des Mundes bei Cistella siehe im folgenden.

III. Bis zur freischwimmenden Larve.

1. Entwicklung der äußeren Gestalt. Orientierung der Larve.

Bei allen bisher beschriebenen Brachiopoden-Larven kann man zu oberst einen hutförmigen, als Kopf bezeichneten Abschnitt, den Rumpf, die Mantelanlage und den früher oder später auftretenden Stiel unterscheiden, mit welchem dann die Festsetzung erfolgt. Bei den Testicardines ist der Mantel (respektive die beiden Mantellappen) zunächst nach unten geschlagen; erst nach der Festsetzung legen sich dieselben um und schließen so die Mantelhöhle zwischen sich ein. Bei den Ecardines tritt am Kopf schon sehr frühzeitig (Yatsu) ein Tentakelapparat, der spätere Armapparat auf, der schon während des viel länger dauernden freischwimmenden Larvenlebens eine Rolle spielt; die Mantellappen sind hier von Anfang an nach oben gerichtet.

Kowalevsky bezeichnet die einzelnen Abschnitte als Segmente, mit Unrecht, da ihnen keine innere Segmentierung entspricht — wie schon Shipley zeigte. Schon zur Zeit der Urmundschließung ist der Embryo vorn etwas breiter — die erste Andeutung des Kopfes. Dieser differenziert sich alsbald stärker, so daß er in Form eines Wulstes sich vom übrigen Körper abhebt (Fig. 4). Es ist von Wichtigkeit hervorzuheben, daß an der Ventralseite dieses Wulstes noch eine leichte Einkerbung zu sehen ist, ein Rest des Urmundes.

Unterhalb des derartig angedeuteten Kopfes tritt jetzt ein zweiter Wulst auf, die Mantelanlage, wie wir sehen werden, eine einfache Ektodermfalte (Fig. 5). Kowalevsky bezeichnet dieses Stadium als dreisegmentig, indem er die Mantelanlage als „segment thoracique" einführt, aus dem dann der Mantel hervorgehen soll; in Wirklichkeit handelt es sich aber nur um die Anlage des Mantels, so daß dieses „segment thoracique" etwas gar nicht Existierendes ist. Der Mantel wächst allmählich über den Rumpf herab, an seinem Rande bilden sich vier Borstenbündel. Zunächst ist der Mantel ein einheitlicher Ring; erst dadurch, daß er ventral und dorsal weiter herabwächst wie an den Seiten, entstehen die beiden Mantellappen (Fig. 6, 7, 8 und 9).

Bei Kowalevsky findet sich die unrichtige Angabe, daß die Borstenbündel im ventralen Mantellappen sitzen; Shipley bringt eine Abbildung, auf der die Borstenbündel zu beiden Seiten des die Mantellappen trennenden Einschnittes stehen. Die Borstenbündel sitzen jedoch im dorsalen Mantellappen, zwei lateral, ganz an dessen Rande, zwei mehr median. Diese Orientierung der Larve gründet sich auf die Untersuchung des inneren Baues (Lage des Darmes, der Coelomsäcke), das Auftreten des Suboesophagealganglions etc.

Von meinen Vorgängern wurde auch außeracht gelassen, daß die Mantelanlage an der dorsalen Seite höher liegt, als an der ventralen; der Kopf sitzt etwas schief, der Mantel reicht ventral weiter herab als dorsal (Fig. 5 u. ff.). Auch bei Lingula besitzt der Kopf der Larve zunächst diese schiefe Lage; ebenso beschreibt Conklin bei Terebratulina übereinstimmend mit meinen Befunden dieselbe Lage des Kopfes und Mantels, sowie das Auftreten von vier Borstenbündeln im dorsalen Mantellappen.

Zur Zeit der Mantelanlage gewinnt die Larve eine mehr hohe, schlanke Gestalt, die dann wieder mehr gedrungen, hierauf wieder schlanker wird (Fig. 6, 7, 8, 9, 10). Am Kopfabschnitte sieht man zunächst noch in der Mitte der Ventralseite eine leichte Einkerbung

(Fig. 6 und 8), die in dem Stadium von Fig. 9 unter dem binokulären Mikroskop nicht mehr zu sehen war, sich aber noch durch Rekonstruktion einer ideal getroffenen Sagittalschnittserie nachweisen ließ — der letzte Rest des Urmundes. Der Rand des Kopfes setzt sich bis zum Stadium der freischwimmenden Larve immer stärker ab, wie die Krempe eines Hutes. Über Bewimperung, Sinnesorgane etc. sieh später.

Der Mantel wächst zum Schluß auch an der Dorsalseite weiter herab (Fig. 10). Bereits im Stadium von Fig. 8 ist ein vom Rumpfe deutlich abgesetzter Stiel aufgetreten.

2. Darm und Coelom.

Schon in dem auf die Coelomabfaltung folgenden Stadium kann man beobachten, daß der Darm dorsal dem Ektoderm unmittelbar anliegt, ventral von ihm entfernt ist. Verhältnisse, welche während des ganzen untersuchten Entwicklungsabschnittes bestehen bleiben. Die Coelomsäcke, welche nicht genau lateral vom Darm, sondern mehr ventral liegen, besitzen zunächst nur ein ganz enges Lumen, erweitern sich zuerst in den unteren Partien und später erst in den oberen. (Vgl. die drei Querschnittein Fig, 13 *a*, *b*, *c*).[1]) Sie vereinigen sich schließlich ventral vom Darm zu einem Mesenterium, welches deutlich aus zwei Blättern besteht. Die primäre Leibeshöhle wird von den Coelomsäcken vollständig verdrängt. Ein Zusammenstoßen der Coelomsäcke dorsal vom Darm findet nicht statt.

Im Kopfabschnitte grenzt der Darm oben mit breiter Fläche an das Ektoderm und liegt auch ventral demselben unmittelbar bis herab zur Ursprungsstelle des Mantels an (Fig. 14). Links und rechts vom Darm liegt im Kopfabschnitt ein Coelomraum, der mit dem übrigen Coelom in Verbindung steht, dessen Höhlung aber von mesenchymatischen Zellen erfüllt ist (Fig. 15, 16, *Cl K*).

Von der mutmaßlichen Entstehungsstelle des Mundes soll noch im folgenden die Rede sein.

Wir finden also links und rechts einen einheitlichen Coelomraum, der nur aus den beiden ursprünglichen Coelomsäcken hervorgeht. Von der Beigabe weiterer Abbildungen zur Illustrierung der Coelomentstehung habe ich abgesehen, da ja die Verhältnisse einfache und klare sind. Ich erwähne noch, daß im Stadium Fig. 6

[1]) Kowalevsky bildet einen Querschnitt durch ungefähr dasselbe Stadium ab, in welchem der Darm von einem ektodermalen Epithelring umgeben erscheint; ich kann diesen Befund in keiner Weise bestätigen.

und 7 die Coelomsäcke sehr geräumig sind, kurz nachher durch die Bildung der Muskeln stark mit mesenchymatischen Zellen erfüllt erscheinen, bis dann in den älteren Stadien nach Bildung der Muskulatur die Verhältnisse wieder klar zutage treten.

3. Struktur des Ektoderms in Kopf und Mantel: Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Wand des Kopfes besteht aus einer einzigen Schichte sehr hoher, schlanker Zellen, welche bewimpert sind und dementsprechend am distalen Rand einen Saum von Basalkörnern besitzen. Wir finden noch allenthalben Dotterkörner in diesen Zellen. Die am Rande des „Hutes" stehenden Zellen tragen besonders lange Wimpern, mittelst welcher die Fortbewegung der Larve erfolgt. Am äußersten Rande des Hutes findet sich eine Ansammlung von punktförmigen, stark färbbaren Elementen, mit großer Wahrscheinlichkeit der Querschnitt durch Muskelfibrillen, welche in ihrer Gesamtheit einen Ring bilden, der die Kontraktion des Hutrandes ermöglicht (Fig. 14, 15, 16, *RM*).

In der dorsalen Hälfte des Kopfes findet man in den medianen Partien eine mächtige Konkretion sehr stark sich färbender Elemente, vermutlich dottererfüllter Zellen, welche sich nach links und rechts nahe der unteren Fläche des Kopfes in einem Strang fortsetzen, der sich bis ungefähr an die Grenze der dorsalen und ventralen Körperhälfte verfolgen läßt. Diese Konkretion ist auf dem Median-Sagittal-Schnitt (Fig. 14, *UO*), der Strang auf dem seitlichen Sagittalschnitt (Fig. 15, *UO*) sowie auf dem Frontalschnitt (Fig. 16, *UO*) zu sehen. Über die Natur dieses Gebildes bin ich mir nicht im Klaren; vielleicht liegt hier eine vom Kopfcoelom ausgehende Anlage des Herzens vor; davon noch später.

Am höchsten Punkte des Kopfes, an der Ursprungsstelle des Bruttaschenstieles, finden wir ein Scheitelorgan, welches aus verhältnismäßig breiten, mit Stiften versehenen Sinneszellen besteht (Fig. 14, *SO*). Basalwärts davon befindet sich eine Ansammlung von Nervenfasern, in der bei den späteren Stadien auch schon Kerne von Ganglienzellen zu erkennen sind, das Cerebralganglion (Fig. 14, *CG*) oder spätere obere Schlundganglion. Es stellt jedenfalls das Hauptnervenzentrum der Larve dar, bei der das noch zu erwähnende Suboesophagealganglion — das bedeutendste Nervenzentrum des erwachsenen Tieres — erst in Bildung begriffen ist.

An Sinnesorganen finden sich des weiteren 4 Augen in der an den Totalansichten zu ersehenden Verteilung. Fig. 19 stellt einen

Schnitt durch ein solches Auge dar, wie er sich auf einer Frontalschnittserie findet. Wie man sieht, ist es ein einfaches Grubenauge, als Einstülpung des Ektoderms entstanden; wir finden einen Glaskörper, seiner Natur nach vermutlich ein Sekretionsprodukt, der im Präparat etwas geschrumpft erscheint. Auch lassen sich Nervenfasern verfolgen, die an das Auge herantreten.

Schon im Stadium Fig. 8 beginnt die Ausbildung des Suboesophagealganglions. In der Mitte des ventralen Mantellappens differenziert sich das Epithel des äußeren Blattes von der Ursprungsstelle des Mantels bis ungefähr zu dessen halber Höhe zu Nervenzellen, welche während des untersuchten Entwicklungsabschnittes noch unmittelbar an der Oberfläche liegen (Fig. 14, *SG*). Das auf das Ganglion nach unten folgende Epithel ist bewimpert, im übrigen besteht das äußere Blatt des Mantels aus flacheren Zellen; beide Blätter liegen fest aneinander, bis auf ein kreisförmiges Lumen am Rande des Mantes, offenbar der spätere Mantelsinus (Fig. 14, *Ma S*). Nur an den Durchbruchstellen der Borstenmuskeln erstreckt sich die Leibeshöhle in diesen Stadien zwischen die beiden Blätter des Mantels hinein. Die Borstenbündel sind Differenzierungen des Ektoderms am Mantelrande und sind so eingerichtet, daß bei einer Kontraktion der Borstenmuskeln die Bürstenfläche der Bündel, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, statt wie gewöhnlich nach unten, seitwärts gerichtet ist und gleichzeitig die einzelnen Borsten auseinander treten. Die Borsten entspringen mit großer Wahrscheinlichkeit jede aus einer Zelle; außerdem finden sich noch Zellen dazwischen, welche, wie es scheint, keine Borsten tragen und vielleicht als elastische Antagonisten den Muskeln, deren einzelne Fasern an den Borstenzellen inserieren, entgegenwirken. Ganz sicher ist jedoch diese Erklärung nicht, da infolge der außerordentlichen Kleinheit des Objektes der anatomische Befund nicht völlig klar ist.

Ich will noch kurz einer Bildung erwähnen, deren Deutung wohl erst auf Grund der Untersuchung späterer Stadien möglich sein wird. Es handelt sich um eine vorspringende Ektodermfalte oberhalb der Ursprungsstelle des ventralen Mantellappens, welche ungefähr vom Anfang desselben an der Seite der Larve bis zum Suboesophagealganglion sich erstreckt, gegen dieses zu immer niedriger werdend. Sie ist auf einem seitlichen Sagittalschnitt (Fig. 15, *EF*) zu sehen.

In den Arbeiten meiner Vorgänger findet man von den in diesem Abschnitt gebrachten Befunden lediglich die Konstatierung der 4 Augen der Larve. Bei Terabratulina hat Conklin Scheitelplatte

und Ganglion in übereinstimmender Weise beschrieben. Auch bei Lingula erfolgt die Anlage des Suboesophagealganglions nach Yatsu in übereinstimmender Lage.

4. Muskulatur.

In der Nomenklatur folge ich der Darstellung in Delage-Herouard, Traité de Zoologie, welche auf Hancock beruht. Von den bei den Testicardines gewöhnlichen 6 Muskelpaaren (1. Rotator dorsalis, 2. Rotator ventralis [beide am Stiel beginnend], 3. und 4. Abductor superior und inferior [ganz unten gelegen, die Öffnung der Schalen bewirkend], 5. und 6. Adductor superior und inferior [weiter oben gelegen, zur Schließung der Schalen]) sind nach Shipley bei Cistella nur 4 Paare vorhanden, indem der Abductor nur einfach auftritt, der Adductor zwar 2köpfig, aber mit einfachem Ursprung (Fig. 20).

Die auf Grund zahlreicher Schnittserien gewonnene Darstellung in Fig. 18 zeigt uns, daß bis zum freischwimmenden Stadium folgende Muskeln gebildet sind, welche sich fast alle mit großer Wahrscheinlichkeit mit Muskeln des erwachsenen Tieres identifizieren lassen, umsomehr als diesbezüglich übereinstimmende Angaben Kowalevskys vorliegen: der Abductor (M. abd.), der besonders mächtig entwickelte Rotator ventralis (M. rot. v.), sowie der spätere Adductor; diesem fällt bei der Larve die Funktion der Borstenbündelmuskel zu; soweit sich dies bei einem so kleinen, schwer zu untersuchenden Objekte mit Sicherheit sagen läßt, erscheint dieser Muskel in diesem Stadium vollständig doppelt, auch mit getrenntem Ursprung (M. B. l. u. M. B. m.). Jeder dieser Borstenmuskeln teilt sich wieder nach seinem Ursprung, so daß er mit einem oberen und einem unteren Ast in den Borstenbündelkanal und an das Borstenbündel herantrit, was eine Erklärung für dessen Bewegungsmechanismus bietet. Dazu kommt noch ein Muskel, der im erwachsenen Tier kein Homologon findet, ein sehr schlanker, ebenfalls paariger Muskel, der von der Decke des Kopfes herabzieht, so wie die übrigen Muskeln an die Wand gerückt, und am meisten medial von allen Muskeln am Fuße, unmittelbar links und rechts vom Mesenterium inseriert. Ich bezeichne ihn als Contractor (M. c.), da er vermutlich zur Kontraktion der Larve entlang der Längsachse dient. Alle diese Muskeln entstehen aus dem Coelomepithel, ihre Bildung beginnt bereits in dem Stadium Fig. 6. Der früher erwähnte Ringmuskel im Rande des Kopfes besteht offenbar aus Muskelfibrillen, welche von den Ektodermzellen differenziert werden.

Schon Kowalevsky hat, wie erwähnt, die drei ersten hier beschriebenen Muskelpaare erkannt und in derselben Weise, wie ich, gedeutet. Meine diesbezüglichen Ausführungen enthalten daher bloß eine Bestätigung seiner Befunde und Ergänzungen in den Details.

5. Nephridien.

Die von meinen Vorgängern noch nicht entdeckten Nephridien sind zweifellos Bildungen des Coelomepithels und sind ungefähr vom Stadium Fig. 8 an zu erkennen; sie bestehen bei der freischwimmenden Larve bloß aus einer sehr englumigen, innen geschlossenen Röhre aus einschichtigem Epithel. Sie liegen der Körperwand unmittelbar an der in Fig. 18 ersichtlich gemachten Stelle (*N*) (s. auch Fig. 16) an. Ihre Mündung (Fig. 17) liegt an der Ventralseite, oberhalb der Ursprungsstelle des Mantels; ob vielleicht in der in Punkt 3 beschriebenen Ektodermfalte, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

In übereinstimmender Lage wurden bei der Lingulalarve von Yatsu die Nephridien beschrieben; sie erfahren dann weitere Differenzierungen, wodurch ein zweischichtiger Bau und eine trichterförmige Öffnung gegen die Leibeshöhle entsteht. In Analogie damit sowie auch auf Grund ihres Baues läßt sich behaupten, daß die vorliegenden Nephridien keine larvalen Protonephridien vorstellen, wie sie der typischen Trochophoralarve zukommen; man hat vielmehr in demselben die Anlage der späteren, definitiven Nephridien zu erblicken.

6. Blutkörperchen.

In den älteren Stadien finde ich in der Leibeshöhle einzelne Zellen, welche wahrscheinlich Blutkörperchen sind (s. z. B. Fig. 16, *Bl K*). Nach Yatsu werden sie bei der Lingulalarve an einer bestimmten Stelle des Coelomepithels gebildet, nämlich nahe dem Ansatze des ventralen Mesenteriums, ungefähr in der Höhe des Suboesophagealganglions. Die korrespondierenden Stellen an meinen Präparaten lassen sich vielleicht im gleichen Sinne deuten; eine sichere Entscheidung dieser Frage muß ich aber bis zu einer histologischen Untersuchung des erwachsenen Tieres verschieben.

7. Vergleich mit dem erwachsenen Tier.

Ein Vergleich des Median-Sagittalschnittes durch die Larve (Fig. 14) mit dem durch das erwachsene Tier (Fig. 21) ergibt, daß

der Fuß eine Drehung nach der Dorsalseite erfahren muß; der vom ventralen Mantellappen umgebene Teil der Larve besitzt bereits größere Ausdehnung als der vom dorsalen umgebene — wie beim erwachsenen Tier. Die Lage des Darmes stimmt bereits im wesentlichen überein. Das Bild wird hauptsächlich dadurch geändert, daß die beim erwachsenen Tier nach vorn umgeschlagenen Mantellappen die Mantelhöhle einschließen, welche ausgedehnter ist als der den Darm enthaltende Körperabschnitt.

Kowalevsky beschreibt die Entstehung des Mundes und Oesophagus als ektodermale Einstülpung nach Festsetzung der Larve und Umschlagen des Mantels. Die Einstülpungsstelle liegt nach seinen Angaben am Kopfabschnitt: nach der von mir ermittelten Lage des Cerebralganglions muß diese Stelle dem ventralen Rande des Kopfes genähert sein, was mit meiner Erklärung der in der Mitte der Ventralseite am Kopfe sichtbaren Furche (vgl. Punkt 1) als Rest des Urmundes gut übereinstimmt. Somit kann die Entstehung des Mundes an der Verschlußstelle des Urmundes als gesichert gelten.

Shipley beschreibt beim erwachsenen Tier ein dorsal vom Darm, nahe dessen oberem Ende gelegenes Organ, welches er als „blood vessel" bezeichnet (Fig. 21, *Bl. v.*). Vielleicht haben wir es hier mit dem von Shipley nicht richtig erkannten Zentralorgan des Blutkreislaufes zu tun. Der Lage nach stimmt die in Punkt 3 erwähnte Konkretion stark färbbarer Elemente (Fig. 14. *UO*) mit diesem Organ überein.

IV. Phylogenetische Wertung der Ergebnisse.

Ich hebe zunächst hervor, daß meine Arbeit in zwei wichtigen Punkten eine Bestätigung der Befunde Kowalevskys gebracht hat: nämlich Verschluß des Urmundes an der Ventralseite und Entstehung des Mundes an dieser Stelle, sowie Abfaltung des Coeloms in Form von zwei Säckchen vom Entoderm. Bezüglich des Mundes haben die Arbeiten Conklins und Yatsus bei Terebratulina und Lingula ganz übereinstimmende Resultate ergeben, das Coelom entsteht ebenfalls bei beiden aus dem Entoderm; der nähere Bildungsmodus ist jedoch bei allen drei diesbezüglich untersuchten Brachiopodenarten ein verschiedener. Auf die Details dieses Prozesses scheint also kein allzu großes Gewicht zu legen sein. Fasst man die entodermale Entstehung des Coeloms als ein Merkmal von so einschneidender Bedeutung auf, daß sie jede

phylogenetische Gemeinsamkeit mit Formen mit ektodermaler Coelombildung ausschließt, so kann man die Brachiopoden nicht zu den Zygoneuren rechnen. So stellt Hatschek in seiner letzten auf das System bezüglichen Publikation[1]) die Brachiopoden zu den „Enterocoeliern", mit Cephalodiscus zur Gruppe der „Brachiolata" vereinigt.

Andrerseits ist nicht zu leugnen, daß manche Charaktere für einen Anschluß an die Zygoneuren sprechen. Vor allem der Verschluß des Urmundes sowie die übrigen Trochophora-Charaktere der Larve; zunächst das Nervensystem und Scheitelorgan. (Obwohl dieses auch bei der Echinodermenlarve vorkommt!) Allerdings fehlt das charakteristische Protonephridium, was immerhin als abgekürzter Entwicklungsprozeß zu erklären wäre. Ferner kann man den Wimperkranz am Rande des Hutes als praeoralen Wimperkranz auffassen, die Mantelanlage als postoralen. Man verstrickt sich aber sofort in Widersprüche, wenn man die später daraus hervorgehenden Bildungen in diesem Sinne deuten will, ich meine vor allem den Armapparat. Dieser geht bei Cistella nach Kowalevsky aus dem dorsalen Mantellappen hervor, an dessen Innenseite er sich nach seiner Umstülpung aus vier Vorwölbungen entwickelt. Dagegen ist derselbe bei Lingula zweifellos ein Produkt des Kopfes, an welchem nach Yatsu schon sehr frühzeitig die „Cirren"-Paare auftreten, welche den während der längerdauernden freischwimmenden Periode für die Larve bereits wichtigen Tentakelapparat bilden, der direkt in den definitiven Armapparat übergeht. Auch bei Terebratulina soll sich nach Morse der Armapparat sowohl aus dem Kopf, als auch aus dem dorsalen Mantellappen entwickeln. Es wäre also bei Cistella der Armapparat als postoraler, sonst aber als praeoraler Wimperkranz aufzufassen, weshalb man meiner Meinung nach eine solche Homologisierung lieber gar nicht vornehmen sollte. Dies sei gegenüber mehrfachen Unklarheiten in der Literatur festgestellt.

Von näheren Beziehungen zu einer bestimmten Gruppe ist der Vergleich Kowalevskys mit den polychaeten Anneliden infolge Fehlens einer inneren Segmentierung hinfällig geworden. Sehr beachtenswert erscheint mir dagegen ein Vergleich mit Phoronis, wie in besonders Conklin durchgeführt hat, deren Hinzurechnung zu den Zygoneuren infolge der abweichenden Coelombildung ja auch etwas zweifelhaft ist. Bei Phoronis erfolgt die Anlage des Coeloms allerdings in Form von 2 Coelomsackpaaren, welche aber nach Ideka (Development, Structure and Organisation of Actinotrocha, 1901) nur durch eine

[1]) Vgl. Hatschek, Das neue zoologische System. Leipzig, W. Engelmann. 1911.

schwache Scheidewand voneinander getrennt sind. Eine solche getrennte Coelomanlage ist zwar bei den Brachiopoden nirgends gefunden worden. (Vielleicht ist es diesbezüglich von Interesse, daß nach den Befunden meiner Arbeit ein gewisser Gegensatz zwischen dem von Mesenchymzellen erfüllten Kopfcoelom und dem übrigen Rumpfcoelom besteht.) Sehr schön übereinstimmend ist dagegen der Kopfabschnitt der Actinotrocha mit seinem bewimperten Rand (praeoraler Wimperkranz), der später zum Epistom wird, sowie der mächtig entwickelte, in bewimperte Lappen ausgezogene postorale Wimperkranz (Mantel der Brachiopodenlarve), der nach seinem Umschlagen zum Lophophor wird. (Der Armapparat der Brachiopoden kann allerdings, wie schon erwähnt, auch aus dem Kopfabschnitt entstehen.) Besonders auffallende Ähnlichkeiten finden sich aber in den Details: in der gleichfalls schiefen Lage des Hutes bei der Actinotrocha, bei der der postorale Wimperkranz ebenfalls ventral weiter herabreicht.

Mir erscheint somit eine nähere Relation zu Phoronis als das relativ am meisten gesicherte Ergebnis der bisherigen Spekulationen. Doch ist damit die Frage der Zugehörigkeit zu den Zygoneuren oder zu der zweiten großen Entwicklungsreihe des Tierreiches noch nicht entschieden, da die Coelombildung bei Phoronis noch nicht zu den endgültig gelösten Problemen gehört und vielleicht Phoronis mit den Brachiopoden zusammen aus der Gruppe der Zygoneuren auszuscheiden sein wird.

Zum Schlusse möchte ich noch meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. B. Hatschek für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut sowie für sonstige freundliche Anteilnahme an meiner Arbeit meinen ergebensten Dank aussprechen.

Verzeichnis der Abkürzungen auf der Tafel.

B l = laterales Borstenbündel.
B m = mediales Borstenbündel.
Bl K = Blutkörperchen.
bl v = blood vessel.
C G = Cerebralganglion.
Cl = Cölom.
Cl K = Kopfcölom.
d = dorsal.
D = Darm.
E F = Ektoderm-Falte.
L pr = primäre Leibeshöhle.
Ma S = Mantelsinus.
Mes = Mesenterium.
M. abd. = musc. abductor.
M. add. = musc. adductor.
M. B. = Borstenbündelmuskel.
M. B. l. = Muskel der lateralen Borstenbündels.
M. B. m. = Muskel des medialen Borstenbündels.
M. c. = musc. contractor.
M. rot. d. = musc. rotator dorsalis.
M. rot. v. = musc. rotator ventralis.
N = Nephridium.
R M = Ringmuskel.
S G = Subösophagealganglion.
S O = Scheitelorgan.
St = Stiel.
U = Urmund.
U O = Unaufgeklärtes Organ.
v = ventral.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Blastula von der Breitseite gesehen.
Fig. 2. Gastrula, median-sagittal durchschnitten.
Fig. 3. Schließung des Urmundes; von der Ventralseite gesehen.
Fig. 4. Stadium mit der Anlage des Kopfes; von der Ventralseite gesehen.
Fig. 5. Stadium mit der Anlage des Mantels; von der Seite gesehen.
Fig. 6. } Etwas älteres Stadium; von der Ventralseite resp. von der Seite gesehen.
Fig. 7. }
Fig. 8. Etwas älteres Stadium als Fig. 6 und 7.
Fig. 9. Larve kurz vor Verlassen der Bruttasche.
Fig. 10. Freischwimmende Larve.
Fig. 11. Blastula, Median-Sagittalschnitt.
Fig. 12. 2 Querschnitte durch das Stadium Fig. 3; *a)* in der Höhe des noch offenen Urmundes, *b)* etwas tiefer.
Fig. 13. 3 Querschnitte durch ein Stadium Fig. 4—5; *a)* in der Höhe der Urmundrinne, *b)* und *c)* tiefer.
Fig. 14. Median-Sagittalschnitt durch das Stadium Fig. 9.
Fig. 15. Ein seitlicher Schnitt derselben Sagittalschnittserie wie Fig. 14.
Fig. 16. Frontalschnitt durch ein ähnliches Stadium, durch den das laterale Borstenbündel getroffen erscheint.
Fig. 17. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium, dorsal durch die medialen Borstenbündel, ventral oberhalb des Mantelansatzes hindurchgehend.

Fig. 18. Eine median-sagittal durchschnittene Larve, Stadium Fig. 9; Darm und Mesenterium sind entfernt gedacht, um die Muskeln und das Nephridium sehen zu lassen. Der Musc. rotator ist durchschnitten und beiseite geschlagen gezeichnet.

Fig. 19. Schnitt durch ein Auge; aus einer Frontalschnittserie.

Fig. 20. Schematische Darstellung der Muskulatur des median-sagittal durchschnittenen erwachsenen Tieres (Nach Shipley).

Fig. 21. Median-Sagittalschnit durch ein erwachsenes Tier (nach Shipley).

Literaturverzeichnis.[1])

1893. Beecher, The Development of *Terebratalia obsoleta* Dall. Trans. Connect. Acad. Vol. IX.

1898. Blochmann, Die Larve von *Discinisca*. Zool. Jahrb., Morphol. Abt., Band 11.

1878. Brooks, The Development of Lingula and the Systematic Position of the Brachiopoda. Scient. Results of the Session of 1878, Chesapeake Zool. Laboratory.

1902. Conklin, The embryology of a Brachiopod, Terebratulina septemtrionalis. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 41.

1873. Kowalevsky, Entwicklung der Brachiopoden. Protokolle d. Versamml. russischer Naturf. zu Kasan.

1883. — Observations sur le développement des Brachiopodes. (Analyse par Oehlert et Deniker.) Arch. d. Zool. expér. et gén. Série II, Vol. 1.

1861. Lacaze-Duthiers, Histoire naturelle des Brachiopodes vivantes de la Méditerranée. Ier Monographie. Histoire naturelle de la Thecide (Thecidium mediterraneum). Ann. Sc. Nat. Zool. 4e Sér. XV.

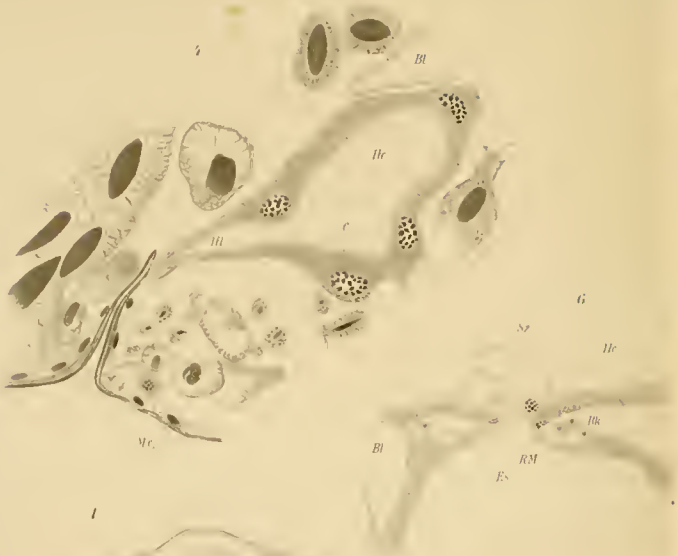
1873. Morse, Embryology of Terebratulina. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. II.

1883. Shipley, On the structure and development of Argiope. Mitt. d. zool. Stat. i. Neapel, Band IV.

1902. Yatsu, On the development of Lingula anatina. Journal of the College of Science of Japan, Vol. XVII.

[1]) Enthält nur die wichtigeren Arbeiten.

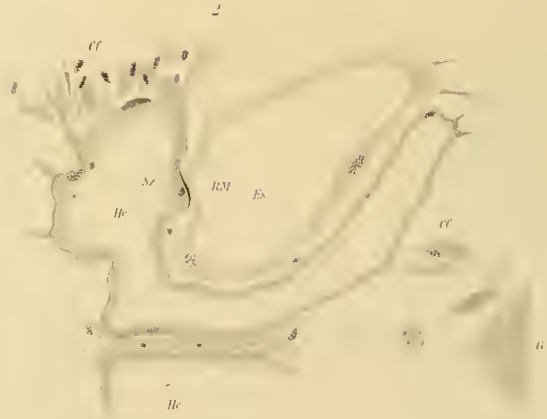
Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

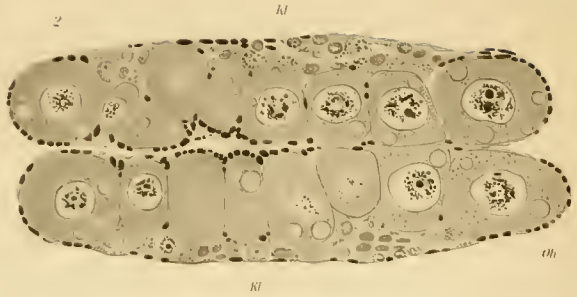

4
Bl
He
C
Bl
Mc.
G
Sz
He
Bk
Bl
RM
Es

3
Bl
Bl
Bk
Es
He
He
Es
Bl
Bl
Bl
M

1
Ao
RM
K
G
Mc.
Mxp.

5
He
Bl
Sz
Bk
RM
Es
Bl

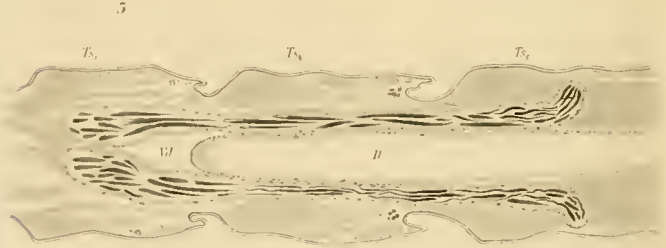

2
Cf
Sz
RM
Es
He
Cf
G
He


2
Kl
Ob
Kl

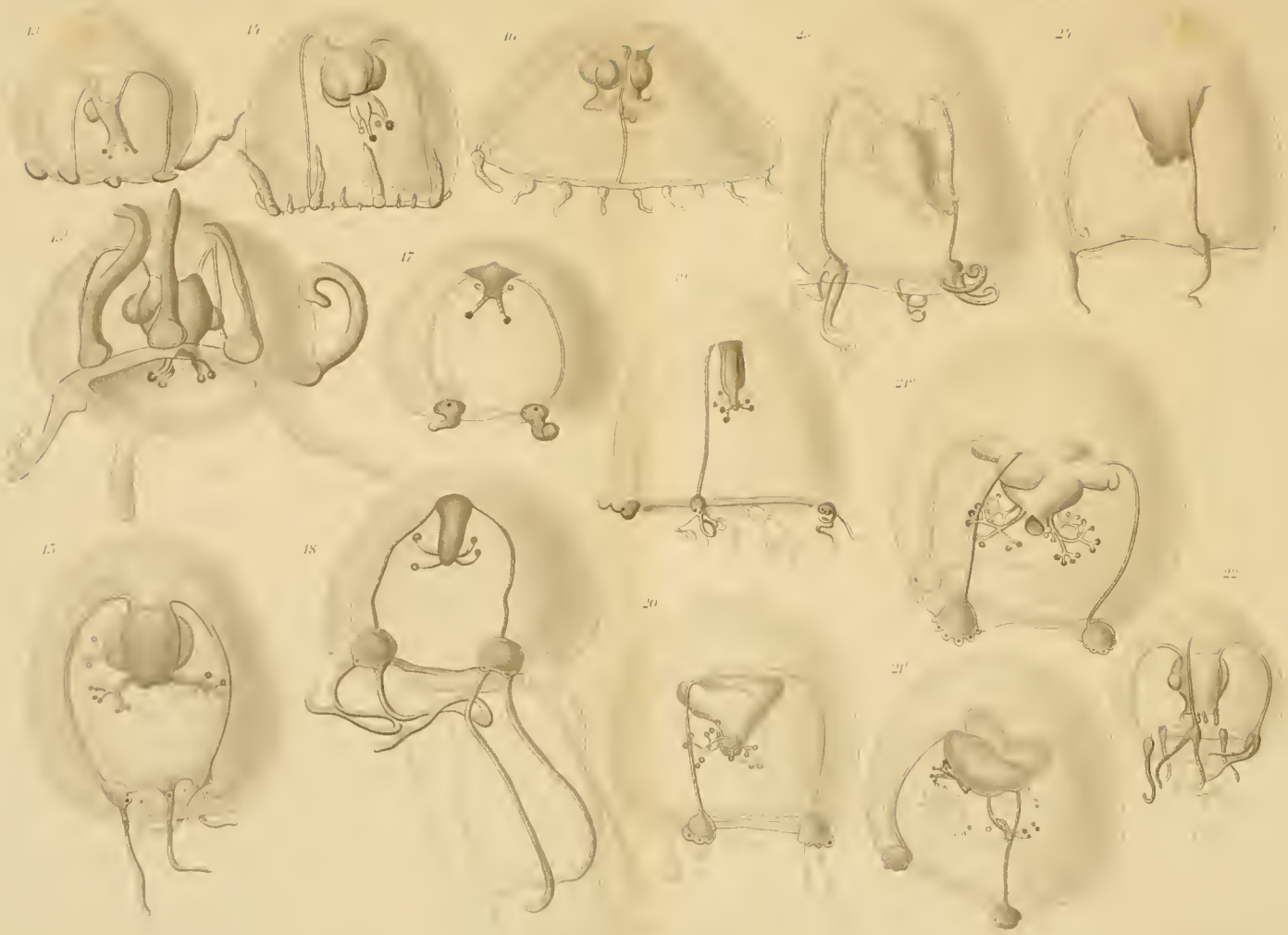
3
Hz
TS
Ho
L
L
D
BM
TC

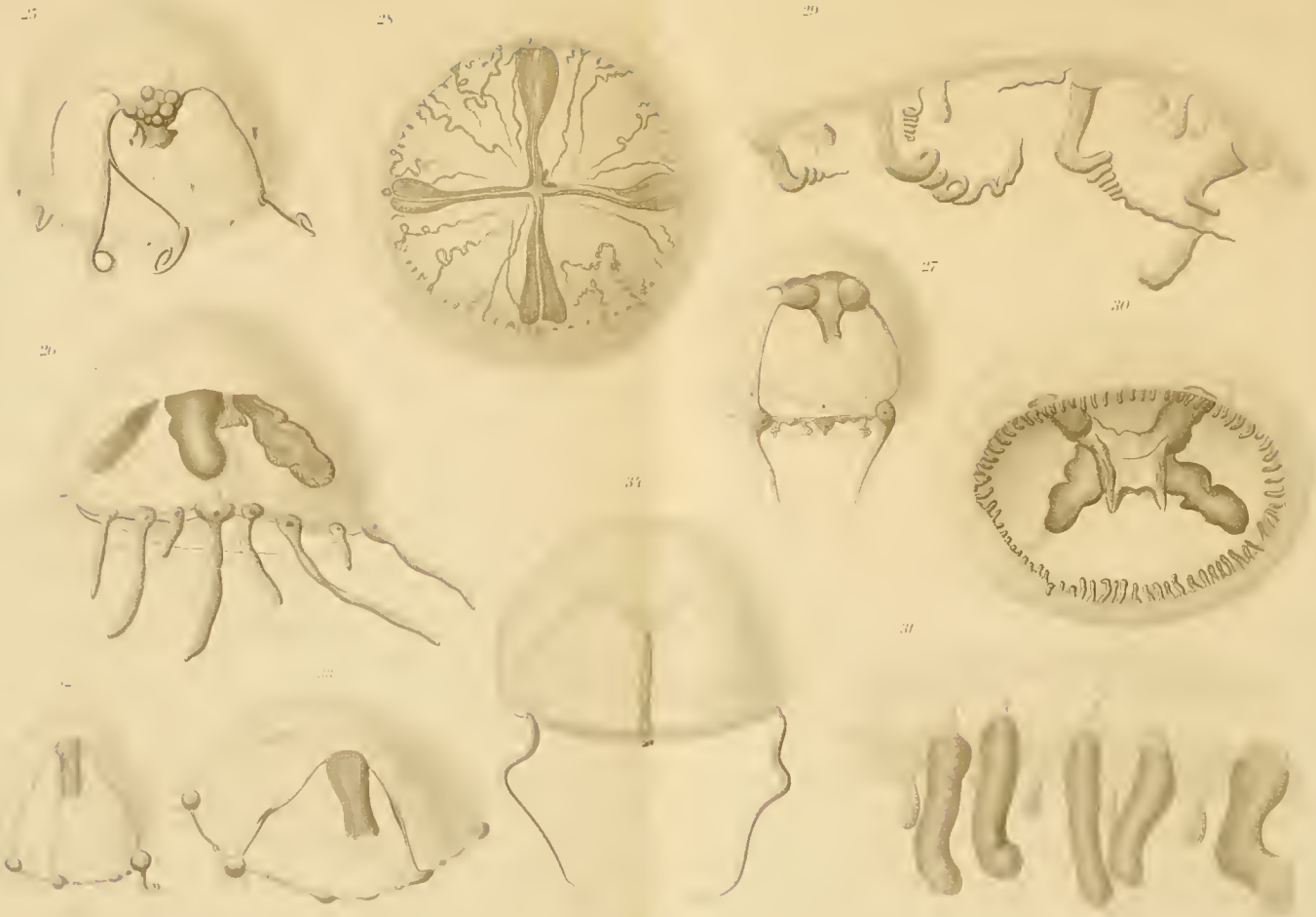
1
TS
D
Kl
Kl
M
BR
BR
BM

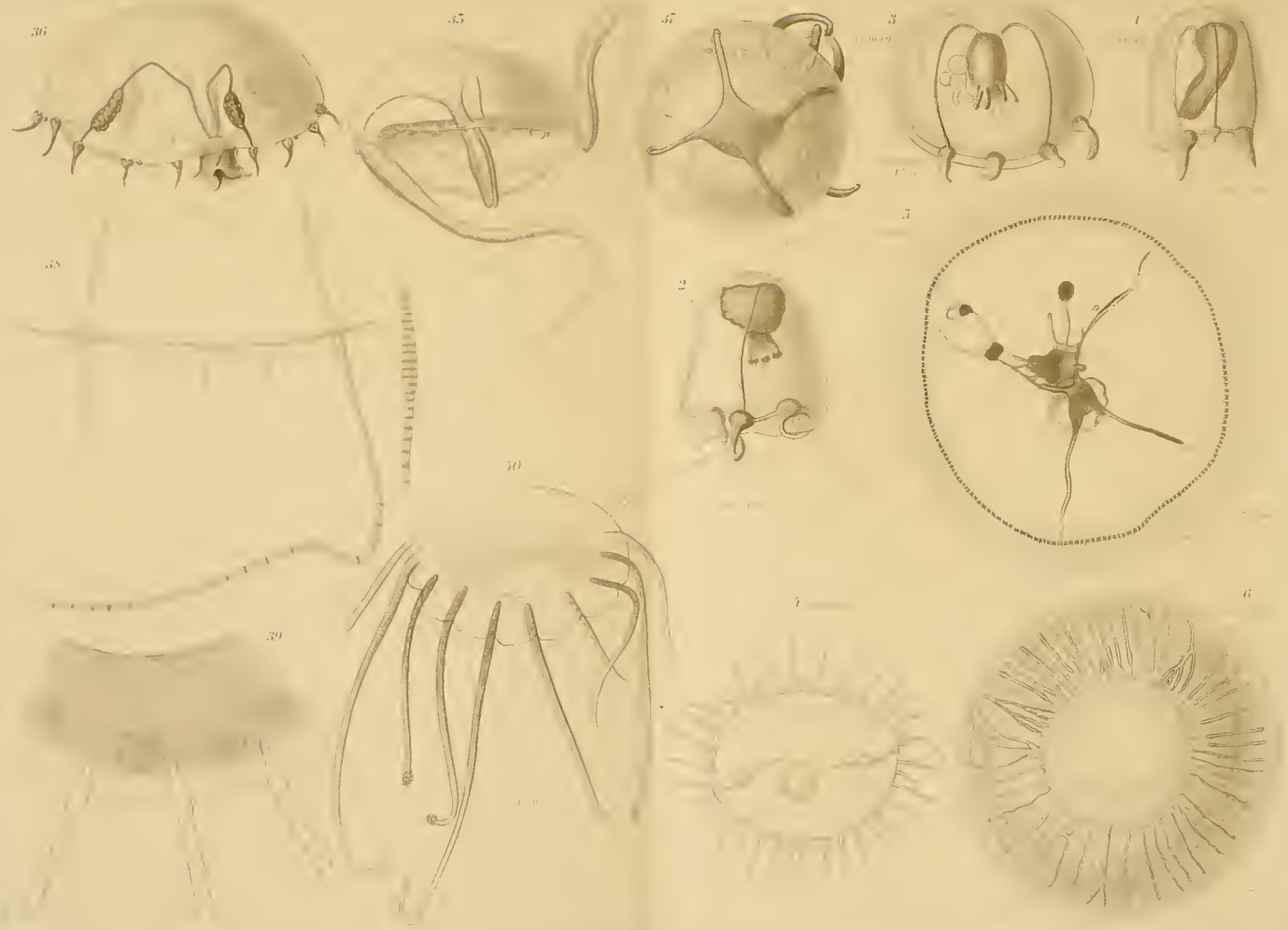
4
KR
L
BM
Ho
D
L
M
Kl
KR
Ts1
Ts


5
Ts1
Ts2
Ts3
VI
D

1
2
4
6
10
7
5
3
9
11
12

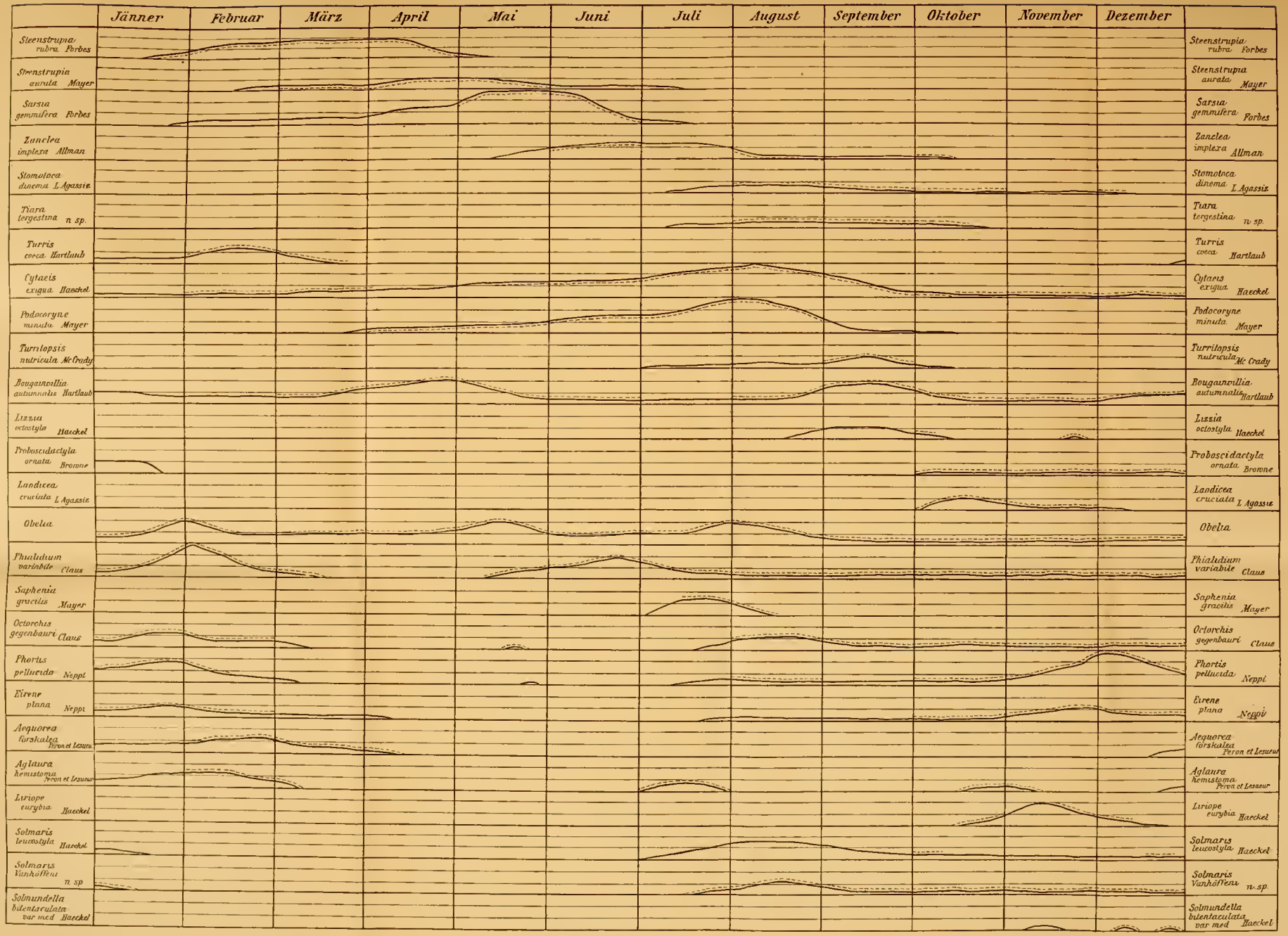

13
14
16
23
24
15
17
19
21a
15
18
20
21b
22


25
28
29
27
30
26
34
31
33


36
35
37
3
1
38
2
5
50
39
7
6

4. Kalender der im Golfe von Triest häufigsten Hydromedusen

(nach Beobachtungen in den Jahren 1910 und 1911.)

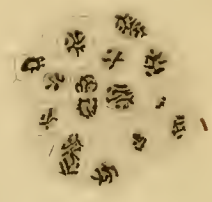


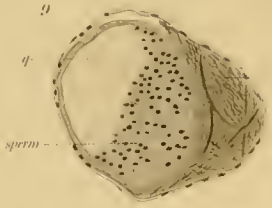
Verlag v. Alfred Hölder, k.u.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12a
12b
13a
13b
13c
14
15
16
17
18
19
20
21
Bm
Bl
St
C
D
Lpr
SO
CG
CO
RM
SG
Mes
MaS
MBm
MBl
Mc
Mrot.v
Mabd
Cl.K
EF
MB
Bl.K
Mrot.d
Mrot.v
Mabd
Mes
Bm
MBl
MBm

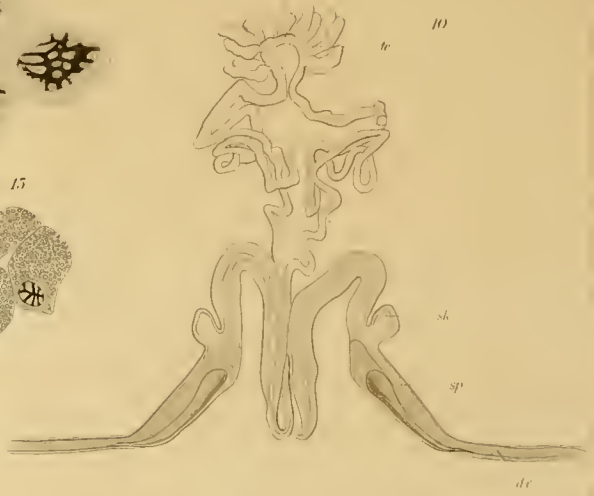
7
3
2
4
1
8
6
5
n
te
do
Ut
K
vd
Ovd
vag
rs
s
dog
sd
e
eb
ut




9
sperm

12

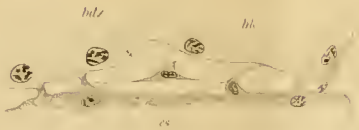
13


10
sk
sp
dc

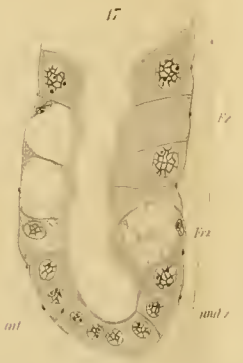
11

15

14
sr
gp


18
bdz
bk
ds

16
Th
sp


17
Fz
Fra
mt
anal z

19
sk
ht

Über eine neue Cestodenform Bilocularia hyperapolytica nov. gen. nov. spec., aus Centrophorus granulosus.

Von **Wolfgang Obersteiner.**

(Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren.)

Im März 1899 fand Prof. Theodor Pintner an der zoologischen Station in Neapel zweimal im Inhalte des Spiralklappendarmes von *Centrophorus granulosus Bl.-Schn.* Cestodenmaterial, das er mir zur Bearbeitung übergab.

Dieses Material bestand vorwiegend aus freien Proglottiden, ferner aus vereinzelten Kettenstücken ohne Scolex, endlich aus zwei Scoleces.

Es war auf zweierlei Weise konserviert: in Formol und in salpetersaurem Alkohol, dieser nach Angaben von Paul Mayer statt Perényischer Flüssigkeit. In beiden Fällen wurde die Schüttelmethode von Looss angewendet, die zu einer sehr charakteristischen Erhaltungsform der Glieder führte.

Wir beginnen aus später ersichtlichen Gründen mit der Beschreibung der freien Glieder.

Die Proglottiden liegen in den verschiedensten Entwicklungs- und Größenstadien vor. Es sei zunächst die Form und die Anatomie der reifsten Glieder (Fig. 1, 2, Textfig. 1) besprochen.

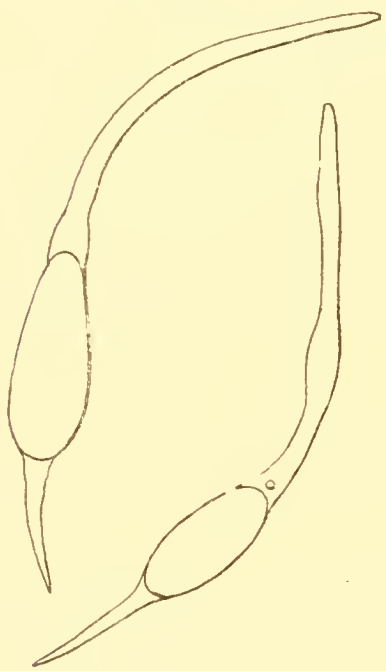
Dieselben lassen schon mit freiem Auge drei Abschnitte unterscheiden.

Der vorderste Abschnitt ist der weitaus längste. Er ist zirka 7 *mm* lang und $^1/_2$ *mm* breit, sehr stark dorsoventral abgeplattet und daher sehr dünn, vorne zungenförmig abgerundet und nur wenig verschmälert, sonst fast parallelrandig; gegen den mittleren Gliedabschnitt, also nach hinten zu, wird der vorderste Abschnitt ein wenig breiter, zugleich auch etwas dicker. Hier erkennt schon

das freie Auge an einem der beiden Ränder ein kleines gelbliches Knötchen in dem sonst durchscheinenden Gliede; es ist die Genitalkloake.

Der zweite Abschnitt bildet eine $2^1/_2$—3 *mm* lange Anschwellung, die etwa 1 *mm* Durchmesser und darüber hat und ungefähr walzenförmig ist. Ist schon die Volumszunahme in der Breite auffallend, so ist sie es noch viel mehr im dorsoventralen Durchmesser. Zugleich ist diese an ihrem Vorder- und Hinterende abgerundete, in die benachbarten Abschnitte des Gliedes nicht allmählich sich verflachende, sondern plötzlich abfallende Anschwellung im Leben völlig undurchsichtig und an konservierten, ungefärbten Tieren gelblich; sie enthält den sackförmigen Uterus mit Tausenden von Eiern prall gefüllt. Sie platzt bei unvorsichtiger Berührung und Übertragung in verschiedene Flüssigkeiten sehr leicht und läßt dann die Eimasse austreten.

Fig. 1.



Ungefärbte, in Formol nach der Looss-schen Schüttelmethode konservierte Proglottiden von der Seite gesehen, und zwar: die eine von der Seite des Genitalatriums, die andere von der entgegengesetzten.

Der dritte hinterste Abschnitt der Proglottis stellt ein kurzes, 2 *mm* langes, sich nach hinten scharf zuspitzendes Schwänzchen (Fig. 4) vor, das an Durchsichtigkeit und dorsoventraler Abplattung wieder dem ersten Proglottisabschnitte gleicht, nur an Breite gleich von allem Anfang weit hinter ihm zurückbleibt.

Die Länge eines solchen Gliedes in voller Reife beträgt also zirka 11 bis 12 *mm*. In diesen Maßen und dem eben besprochenen Aussehen stimmt die weitaus überwiegende Mehrheit der Glieder der eingangs erwähnten Funde fast genau überein; sehr viele der Proglottiden erscheinen nach einer Fläche, der ventralen, gekrümmt, eine Einkrümmung, die besonders durch die säbelförmige Biegung des Vorderteiles (Textfig. 1) gebildet wird. Die Glieder sind im Leben ziemlich lebhaft beweglich und bleiben namentlich bei der erwähnten Konservierung in Formol so durchsichtig, daß sie bei nachfolgender Färbung und Einbettung in Kanadabalsam zu den schönsten und instruktivsten Formen unter den Cestoden zu rechnen sind.

Rücksichtlich der Körperbedeckung der Proglottiden ist zu bemerken, daß sie, wie bei Cestoden fast stets, einen Härchenbesatz trägt, der hier am Vorderende verschieden von der übrigen Proglottis ist. Er zeigt z. B. am Gliedrande die typischen, dicht gedrängten, zu einem kontinuierlichen Stäbchensaum vereinigten Härchen; dagegen rücken die Härchen am Vorderende von einander ab, so daß sie lockerer stehen. Ferner sind sie hier seitlich gekrümmt und am Ende zugespitzt, also nicht stäbchen-, sondern mehr borstenförmig, dabei außerordentlich fein und zart.

Was nun die topographischen Verhältnisse des Sexualapparates anbelangt, so erinnern sie außerordentlich an die zahlreicher Phyllobothrien, am meisten wohl an *Anthobothrium (Orygmatobothrium) musteli* van Beneden.

Der männliche Apparat liegt fast ganz im Vorderabschnitt der Proglottis vor dem Uterus. Nur teilweise finden sich Hodenbläschen noch in der Uterusregion, doch bleibt die Region des Genitalatriums stets frei von Hoden. Am hintersten Abschnitte der Proglottis, d. i. im weiblichen Proglottidenabschnitt, finden sich weder bei älteren noch bei jüngeren Proglottiden Hodenbläschen vor. Der männliche Genitalapparat besteht aus den bekannten Teilen. Ungefähr anderthalbhundert Hodenfollikel *(te)* liegen hier in dorso-ventraler Richtung einschichtig und in der Fläche unregelmäßig angeordnet. Die Einschichtigkeit ist jedoch nicht durchaus deutlich ausgesprochen.

Im vordersten Teile (Fig. 3) beginnen die Hodenfollikel oft mit zwei Längsreihen, so daß zwischen ihnen und den seitlichen Dotterstöcken drei ziemlich gleich breite Felder von Geschlechtsfollikeln frei bleiben. Diese zweizeilige Anordnung geht aber nach hinten in völlige Regellosigkeit über. Bisweilen allerdings kann man bis gegen die Mitte des Gliedes die Hoden in drei, dann in vier, endlich etwa in fünf Reihen angeordnet sehen. Die Hodenbläschen sind ungefähr gleich groß. Der Durchmesser der größten beträgt etwa 12 μ. Gegen das Vorderende zu werden sie kleiner. Auf den Totopräparaten erscheinen sie meist in der Längsrichtung der Glieder gestreckt, auch wohl dorso-ventral abgeplattet; doch dies ist oft eine Folge der Quetschung beim Präparieren. Im ganzen weichen sie von der Kugelform nicht sehr ab.

Die Entfernung eines solchen Hodenbläschens von den anderen ist ungefähr ebenso groß wie die Länge eines Bläschens. Ihr Bau zeigt keinerlei Besonderheiten. In den besprochenen Altersstadien, d. h. in den reifsten Proglottiden zeigen sie sich durchaus nur mehr

mit morulaähnlichen Zellballen von Entwicklungsstadien der Spermien und mit reifen Spermien ganz locker gefüllt.

Von jedem Hodenbläschen geht ein feines Kanälchen ab. Die großen Kerne seiner Wandungszellen fallen dadurch auf, daß sie die Wandungen nach außen vorwölben. Das sind die kleinsten Vasa efferentia *(ve)*, die häufig untereinander durch Anastomosen netzförmig verbunden sind. Die größeren Vasa efferentia bilden zwei lange, außerordentlich feine, den Gliedrändern ungefähr parallel nach hinten verlaufende Kanäle (Fig. 6). Ihr Zusammentreten zum Vas deferens *(vd)* geschieht mit einer jähen Umbiegung nach vorne. Sie bilden auf diese Weise mit dem zwischen ihnen gelegenen Anfangsteil des Deferens eine w-förmige Figur, deren Winkel nach vorne geöffnet sind. Diese Stelle liegt dorsal vom Uterus, nahe seinem Vorderende, nicht median, sondern etwas nach der Seite des Genitalatriums verschoben, nach hinten und etwas gegen die Mitte von diesem. Dort, wo die Vasa efferentia in das Vas deferens einmünden, liegen flaschenförmige Zellen drüsigen Charakters, die so um das Vas deferens herum angeordnet sind, daß ihr langgezogenes Ende dem Vas deferens zugekehrt ist. Es ist dieser Teil des Vas deferens als „Pars prostatica" in Anspruch zu nehmen. Die Länge einer Zelle beträgt etwa 0·042 *mm*. Jede Zelle ist da, wo der Zellkern eingelagert ist, stark aufgetrieben. Ausmündungen konnte ich trotz sorgfältiger Beobachtung nicht finden. Diese Zellen umgeben das Vas deferens so weit, als dieses längs des Uterus verläuft.

Die Konfiguration dieser Teile ist völlig konstant und daher für die uns vorliegende Art besonders charakteristisch.

Das Vas deferens selbst (Fig. 6) ist ein in vielen Windungen verlaufender Kanal, der durch sein oft fast rosenkranzförmiges Aussehen auffällt. Das eigentümliche Aussehen am Totopräparat ist der Ausdruck einer ununterbrochenen Folge einander deckender Knickungsstellen der Kanalwindungen.

Das Vas deferens tritt schließlich in den Cirrusbeutel *(cb)* ein. Hier nehmen seine Wandungen besonders gegen die Ausmündung hin an Dicke zu.

Das Vas deferens, beziehentlich sein Ende, der Cirrus *(c)*, ist im Cirrusbeutel in sehr zahlreichen Windungen aufgerollt, die etwa fünfmal so lang sind als die größte Länge des Cirrusbeutels. Die Schlingen bestehen aus zwei histologisch völlig von einander verschiedenen Abschnitten, einem proximalen, dünnwandigeren Teil,

der histologisch mit dem Vas deferens übereinstimmt, und einem dickwandigen Teil, dem eigentlich ausstülpbaren Cirrus.

Der Cirrusbeutel hat eine birnförmige Gestalt und verjüngt sich gegen die Umbiegungsstelle der Vagina. Er mißt der Länge nach 0·24 *mm*; seine Breite beträgt 0·12 *mm*. Seine Wandungen sind vorwiegend aus Muskeln zusammengesetzt; zwischen den Muskeln liegen zahlreiche Kerne. Die spaltförmige Öffnung des Cirrus in das Atrium fällt durch die schon erwähnte starke Verdickung der Cirruswand auf, und da sie rings von einer seichten Falte umkreist wird, macht sie den Eindruck einer muttermundartigen, niedrigen Papille. Das Gesagte bezieht sich auf den völlig eingestülpten Cirrus: eine Vorstülpung ist nie zur Beobachtung gelangt.

Die weiblichen Geschlechtsorgane (Fig. 4, 5) beziehentlich deren Ausführungsgänge ließen sich besonders klar überblicken.

Der Keimstock *(k)* liegt wie fast alle weiblichen Geschlechtsorgane im hinteren Abschnitt der Proglottis, dessen vordere kleinere Hälfte er ausfüllt. Er besteht jederseits aus zwei Flügeln, die in der Medianebene durch eine Brücke verbunden sind und am Querschnitte die Form eines lateinischen X bilden. Er umfaßt mit seinem Vorderende den Uterinsack, so daß mehrere seiner zahlreichen Verästelungen über oder unter den Uterus zu liegen kommen, wobei sie sich seiner Wand dicht anlegen. Nach hinten verschmälert sich der Keimstock und streckt sich mehr in die Länge. Er besteht aus gewundenen, verhältnismäßig dünnen, röhrenförmigen Stücken, die netzförmig mit einander verbunden und dabei an den Umbiegungsstellen kolbig aufgetrieben scheinen. Natürlich sind an den vorliegenden alten Gliedern alle Verästelungen mit mehr oder weniger reifen Keimzellen dicht erfüllt. Je reifer die Keimzellen, desto näher liegen sie der Keimstockbrücke.

Der kugelige Schluckapparat *(s)* setzt sich hinten an die Keimstockbrücke an und liegt somit zwischen den beiden Keimstockflügeln. Schon an Totopräparaten kann man wahrnehmen, daß seine Ringmuskulatur am stärksten ausgebildet ist.

Hinten tritt aus der Hohlkugel des Schluckapparates der Eiergang, nach der Ventralseite gekrümmt, heraus. Er verläuft in schwacher rechtseitiger Biegung nach hinten; sein letztes Drittel wendet sich wieder nach vorne und tritt in den Schalendrüsenkomplex ein (Fig. 5).

Die Vagina *(vag)* mündet vor dem Schalendrüsenkomplex in den Eiergang. Von dieser Stelle verläuft sie ziemlich gerade nach

vorne, verengt sich sodann stark zu dem kurzen Ductus spermaticus und bildet vor diesem ein mächtiges Receptaculum seminis (Fig. 5 *rs*), das im ganzen eiförmig, je nach dem Kontraktionszustande verschiedene Umrisse zeigt. Hierauf folgt ein stärker gewundener Abschnitt, der am Hinterende des Uterus zusammengedrängt ist. Endlich wendet sich die Vagina nach vorne, um gemeinsam mit dem männlichen Genitalapparat in das Atrium zu münden. Der Endabschnitt der Vagina umfaßt, leicht wellig verlaufend, bogenförmig von vorneher sämtliche Schlingen des Vas deferens und tritt vor ihm in das Atrium ein, was dem typischen Verhalten der Tetraphylliden entspricht.

Die Wandungen der Vagina nehmen an Dicke schon vor der Umbiegungsstelle etwas zu; von hier bis zum Atrium aber ist die Zunahme der Wandungsdicke noch viel stärker. Man kann im letzteren Teil dieses Abschnittes zwei Wandschichten unterscheiden, die den Schichten des Körperintegumentes entsprechen, in die sie übergehen: zu innerst die dicke Cuticula, um diese die Ringmuskulatur und darauffolgend die flaschenförmigen, gestreckten Zellen, die von den Autoren bald als Epithel, bald als Myoblasten angesprochen werden. Da wir hier, wie eben erwähnt, den direkten Übergang des Integumentes in diese Auskleidung des Endabschnittes der Vagina deutlich verfolgen können, so ergibt sich daraus, daß die Schichten des Vaginalrandes so zu deuten sind wie die des Integumentes.

Das Lumen der Vagina ist ziemlich gleichmäßig; nur vor der Ausmündung in das Atrium zeigt es, wenigstens bei jungen Gliedern, jene retortenförmige Erweiterung, die bei den Cestoden so weit verbreitet ist. Bei ganz reifen Proglottiden freilich ist diese Erweiterung unter der sphinkterartigen Wirkung der Ringmuskulatur bisweilen geschwunden.

Die Dotterstöcke *(do)* liegen sowohl im vorderen (männlichen) wie im hinteren (weiblichen) Abschnitte des Gliedes. Sie erstrecken sich längs des Körperrandes beiderseits, auch in der Uterusregion, bis an das Hinterende des Gliedes (Fig. 4). Sie bestehen aus getrennten Follikeln, die vielfach gelappt, unregelmäßige Sterne bilden und in verhältnismäßig großer Entfernung voneinander (etwa $^1/_4$ ihrer Längsachse betragend), und zwar in einfacher Schichte gelagert sind, wie besonders Querschnitte zeigen. Ihre Größe ist verschieden, je nachdem sie viel oder weniger reichlich Dotterzellen führen. Die „Schalentröpfchen“ in den Dotterzellen sind sehr deutlich.

Die Follikelzellen sind polygonal und liegen einander dicht an. Erst an älteren Follikeln, in denen die Zellen bereits sehr dotterreich geworden sind, kann man Zellgrenzen deutlicher erkennen.

Die Ausführungsgänge der Dotterstockfollikel münden, wie sonst, in je einen paarigen, vorderen und hinteren längsverlaufenden Dottergang ein. Die längsverlaufenden Dottergänge vereinigen sich in bekannter Weise zu den queren, paarigen Dottergängen, die gerade verlaufende Kanäle sind. Diese vereinigen sich auf der Höhe der unpaarigen Keimstockbrücke zu dem gemeinsamen Dottergang *(dog)*, der in der Schalendrüsengegend in den weiblichen Leitungsweg mündet (Fig. 5).

Die paarigen Dottergänge zeigen stark tingierbare, große, buckelig vorspringende Kerne in unregelmäßiger Anordnung. Ihr sehr dünnes Lumen nimmt gegen die Einmündung in den gemeinsamen Dottergang unbedeutend zu. Der gemeinsame Dottergang hat ein größeres Lumen, seine Wandungen sind jedoch oft schwerer wahrnehmbar.

Unmittelbar um die Einmündung des gemeinsamen Dotterganges in den Eiergang herum liegen die Schalendrüsen *(sd)*.

Jede Schalendrüse ist eine löffelförmige Zelle mit ziemlich großem, lebhaft tingiertem Kern, der in der Regel in der Delle der Zelle liegt. Die verschieden langen Ausführungsgänge sind stets sehr dünn. Die Schalendrüsenzellen stehen in einer nicht allzu lockeren und ziemlich regelmäßigen Kugel beisammen. Die Zahl der einmündenden Schalendrüsenzellen mag bei einem ausgewachsenen Gliede etwa 250 betragen.

Der Gesamtdurchmesser der Schalendrüse ist recht ansehnlich.

Die Fortsetzung des Eierganges, der Oviduct *(ovd)*, liegt auf derselben Seite des Uterus wie die Vagina, also ventral. Oviduct und Vagina verlaufen ungefähr parallel, der Oviduct ist an seiner schwächeren Wandung zu erkennen: er verläuft bis zur Hälfte der Uteruslänge und verbreitert sich im letzten Teil immer mehr, bis er schließlich mit ziemlich weitem Trichter in den Uterus mündet.

Der Uterus *(us)* des ausgewachsenen Tieres bildet, durch die Eier prall gefüllt, die bereits beschriebene Anschwellung des mittleren Abschnittes des ganzen Gliedes. Er füllt den Mittelabschnitt des Gliedes fast ganz aus, nur an beiden Seitenrändern bleibt so viel freier Platz, als die einreihig gelagerten Dotterstöcke, wie

schon erwähnt, und die Exkretionskanäle einnehmen, während auf der Ventralseite die Vagina dicht angedrückt liegt.

Der Länge nach beträgt der Uterus etwa 2·960 *mm*, seine Breite 1·392 *mm*. Das Charakteristische seiner Form liegt in dem Umstande, daß er nicht die geringste Aussackung, Zipfelbildung oder Verzweigung zeigt, sondern seine Ränder nach allen Seiten völlig glatt verlaufen. Dies gilt für alle Stadien, nicht nur für die völlig ausgewachsenen und prall mit Eiern gefüllten, sondern auch für die jugendlichen Uteri.

Die Eier, in Formol konserviert, haben eine durchschnittliche Größe von 0·060 × 0·034 *mm*. Sie können natürlich nur durch Platzen des Uterus nach außen gelangen, da eine Uterinöffnung hier, wie bei allen Tetraphylliden, fehlt.

Die Exkretionsorgane sollen hier nicht nur von den reifen Gliedern besprochen, sondern gleich ganz absolviert werden. Sie verlaufen an beiden Rändern von vorne nach hinten als vier Kanäle; zwei davon sind breiter und zwei schmäler. Die breiten Kanäle konnte ich sowohl an den freien Gliedern, als auch an der Kette wahrnehmen, während die schmalen nur an der Kette zu beobachten waren, und zwar dort, wo noch keine Gliederung vorhanden ist; die engen Kanäle liegen teils dorsal, teils dicht neben den großen Kanälen.

Von den reifen Proglottiden haben wir noch zwei Organisationsverhältnisse kurz zu besprechen.

Das vorderste Drittel der Proglottis (Fig. 3) ist, wie schon oben erwähnt, ventral gekrümmt und besonders ist es der allervorderste, von Sexualorganen vollständig freie Teil des Gliedes, der eine löffelförmige Einbuchtung auf der Ventralseite besitzt. Es ist nicht zu bezweifeln, daß diese Einbuchtung als Haftapparat dienen kann, und sie gehört in die Reihe jener Erscheinungen, die bereits bei mehreren Arten mit freien, lange Zeit selbständig fortwachsenden Gliedern beschrieben worden ist: so z. B. von Pintner bei *Acanthobothrium coronatum* (l. c. pag. 167), von Lühe bei *Urogonoporus* (1902, l. c. pag. 216 ff.).

Die histologische Eigentümlichkeit dieses Vorderendes besteht in massenhaften Zügen von Dorsoventralmuskeln. Diese sind im Vorderende der Proglottis aber nicht gleichmäßig verteilt, sondern stehen in Bündeln oder vielmehr unregelmäßigen Längsreihen, die auf den Totopräparaten jenes eigentümliche Bild an der Proglottis hervorrufen, wie es in Fig. 3 wiedergegeben ist. Dadurch, daß sich diese Längsreihen gegen die verschmälerte Spitze des

Gliedes einander immer mehr nähern, sind die Dorsoventralfibrillen in der Proglottidenspitze ganz dicht gedrängt, nach hinten zu aber immer lockerer angeordnet.

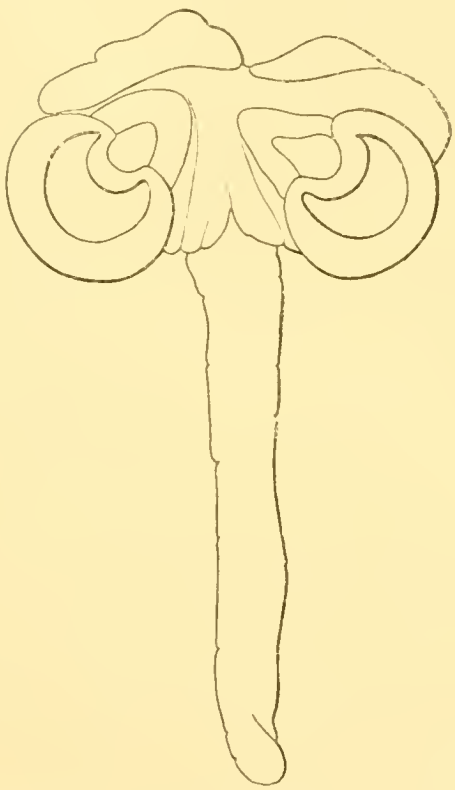
Vom Nervensystem *(n)* sei nur ganz kurz erwähnt, daß die großen Lateralstränge leicht beobachtbar sind und im Vorderende der Proglottis (Fig. 3) derart konvergieren, so daß man hier an eine Verbindung denken kann.

Es fragt sich nun: wie sieht die Kette und wie der Scolex aus, zu denen die eben beschriebenen Glieder gehören. Da ist nun folgendes zu sagen: In dem vorhandenen Materiale befanden sich, wie eben erwähnt, nur zwei Scoleces und mehrere lange Kettenfragmente von verschiedener Reife. Alle Kettenfragmente sind am Vorder- und Hinterende abgerissen, nur das in Textfigur 6 abgebildete Fragment zeigt hinten ein natürliches Ende. Der unmittelbar auf den Scolex folgende Anfang des Halses (Textfig. 2 und 3) zeigt ebensowenig die leiseste Spur einer Gliederung, wie der größte Teil der übrigen, gefundenen Kettenfragmente (Textfig. 5). Nur wenige Stücke zeigen an dem einen Ende den Beginn einer ausgesprochenen Gliederung, wie das bereits erwähnte in Textfigur 6 abgebildete.

Fig. 2.

Der eine der beiden aufgefundenen Scoleces.

Fig. 3.



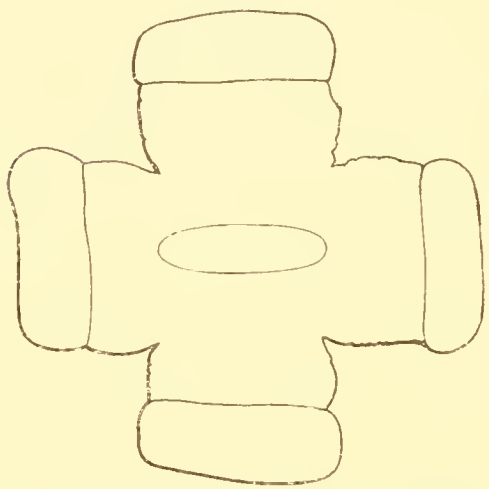
Der zweite Skolex.

Wenn sich von einer Kette, wie die zuletzt erwähnte, Glieder, die hier den Schluß der Kette bilden, loslösen würden, so

läge in den Größen- und Organisationsverhältnissen nichts dagegen vor, diese losgelösten Glieder auf die unten erwähnten freien Stadien zu beziehen.

Der Kopf des Scolex (Textfig. 2, 3, 4), von dem, wie erwähnt, zwei Exemplare vorhanden sind, ist sehr klein und besitzt die Form eines Kreuzes (Textfig. 3). Diese Kreuzform ist besonders klar in der Sicht von hinten ausgeprägt (Textfig. 4). Die Ellipse in der Mitte der Figur ist die Ansatzstelle des Halses, die schon die starke Dorsoventralabplattung zeigt. Zugleich folgt aber aus dieser Figur eine höchst merkwürdige Stellung der Bothridien: je ein Bothridium ist voll dorsal, beziehentlich ventral gerichtet, je eines streng nach rechts und links.

Fig. 4.



Kopf von hinten gesehen, mit Ansatzstelle der Kette.

In Anbetracht des spärlichen Scolexmateriales soll jedoch auf diese Eigentümlichkeit nur mit größter Reserve hingewiesen werden.

Von oben oder von der Seite gesehen, hat jeder der vier dem Scolex mittels eines muskulösen Stieles aufsitzenden Haftlappen (Bothridien) die Form eines Kreisausschnittes, dessen spitzes Ende der Mitte des Scolex zugekehrt ist. Jedes Bothridium besteht aus zwei Teilen, die durch einen parallel dem hinteren Außenrande verlaufenden Muskelwulst geschieden sind, wodurch zwei sekundäre Sauggruben entstehen: eine größere, halbmondförmige, nach außen gelegene mit sehr starken muskulösen Wandungen und eine kleinere, innere, eirunde mit schwächeren Wandungen.

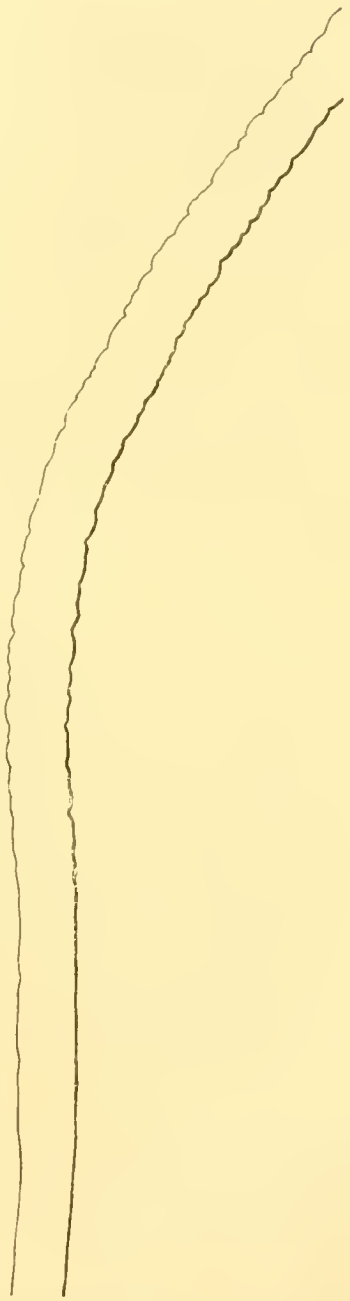
Es wurden beide Scoleces (vgl. Textfig. 2 und 3) gemessen und ergaben folgende Dimensionen: für den Längsdurchmesser des Kopfkreuzes ungefähr 0·78—0·86 *mm* und für die Längsachse einer Bothridie 0·35—0·43 *mm*.

Gehören nun die beschriebenen, erwachsenen Glieder, wie höchst wahrscheinlich, zu den erwähnten Kettenfragmenten und den beiden sehr kleinen Scoleces, so zählt der beschriebene Cestode zu jenen Formen, bei denen sich die Proglottiden schon in sehr frühen Entwicklungsstadien von der Kette loslösen: ja es muß hervorgehoben werden, daß kaum eine zweite Cestodenform bekannt sein dürfte, bei der die sich ablösenden Glieder von so

geringer Größe sind und meist kaum die ersten Andeutungen der Geschlechtsanlagen zeigen.

An unsere Form erinnern sehr die Verhältnisse der von Olsson beschriebenen *Trilocularia gracilis*, deren Entwicklung in klarer Weise von Odhner (l. c.) beleuchtet worden ist.

Fig. 5.



Kettenfragment bei etwa 50facher Vergrößerung.

Der Unterschied des Scolex der *Trilocularia* von dem unserer Form besteht in dem Vorhandensein einer mittleren Crista in der hinteren Sauggrube der Bothridien.

Der volle Nachweis der Zusammengehörigkeit der vorgefundenen Kettenfragmente und Scoleces mit den freien Gliedern läßt sich aus dem vorhandenen Material nicht erbringen, doch darf man diese Zusammengehörigkeit als fast sicher annehmen; gesichert ist, daß die freien Proglottiden aller Alterstadien zusammengehören, da sie alle nur wünschenswerten Übergänge in Größe und Bau zeigen.

Von jüngsten Proglottiden liegen uns einige sehr instruktive Präparate vor. Die jüngste Proglottis hat eine Länge von 0·464 *mm*, ihre größte Breite am Vorderende beträgt 0·096 *mm*. Die Form dieser Proglottis ist eine löffelförmige. Von einer Differenzierung, ja nur von einer Anlage des Sexualapparates ist nicht die geringste Spur zu entdecken (Textfig. 7).

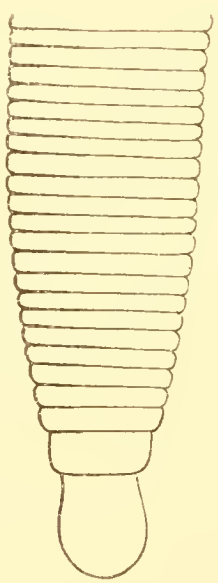
Das nächstfolgende Altersstadium zeigt deutlicher die Exkretionskanäle; ferner erscheinen die ersten Anlagen des Sexualsystems, und zwar in der Gegend des Schluckapparates und des Schalendrüsenkomplexes undeutlich konturiert, bei etwas älterer Proglottis mehr und mehr differenziert, bis schließlich die einzelnen Teile des weiblichen Genitales ganz deutlich unterschieden werden können.

Es folgen die reiferen Zwischenstadien der freien Glieder, welche lineare Form zeigen; es liegen zahlreiche Exemplare vor, die eine Länge von 4·89 *mm* bei einer Breite von 0·18 *mm* zeigen.

Der wesentliche Unterschied in der Ausbildung dieser Glieder vom Reifestadium liegt vor allem in dem Umstande, daß der Uterus noch leer ist.

Diese Glieder (Taf. Fig. 7) sind durchaus dorsoventral abgeplattet, in ganzer Länge gleich dick, die Gliedränder verlaufen von dem abgerundeten Vorderrande völlig parallel bis zum Genitalatrium, das am Ende des zweiten Drittels des Gliedes gelegen ist. Von hier ab konvergieren die Gliedränder zum spitzen Hinterende. Die Mündung des Genitalatriums ist nicht nach außen durchgebrochen. Der retortenförmig aufgetriebene Endabschnitt der Vagina und der Cirrusbeutel, in dem noch kein differenzierter Cirrus zu sehen ist, bilden einen gemeinsamen von einer dicken Wand umgebenen Hohlraum.

Fig. 6.



Kettenfragment mit deutlicher Segmentierung und End-egment. Der Maßstab ist in $^1/_{100}$ *mm* geteilt.

Fig. 7.

2 sehr junge freie Glieder. Das breite Ende ist das Vorderende. Der Maßstab ist in $^1/_{100}$ *mm* geteilt.

Das ursprünglich gemeinsame Atrium (Fig. 8) teilt sich in einem älteren Stadium in einen vorderen Abschnitt, der der Vagina entspricht, und einen hinteren, den späteren Cirrusbeutel. An einem Präparate dieses

Stadiums sieht man merkwürdigerweise den Vaginalabschnitt mit einer dichten, völlig spermaähnlichen Masse erfüllt, deren Deutung als Sperma jedoch fraglich bleibt, da die Hoden derselben Glieder noch nicht reif sind und der (zwar durchgebrochene) Atrioporus noch nicht funktionsfähig scheint, so daß eine Begattung nicht stattgefunden haben kann.

Die Windungen des Vas deferens sind noch wenig zahlreich und hinter der Vaginalknickung zusammengedrängt (Fig. 8). Der Uterus bildet ein kurzes, schmales Säckchen, in dessen vorderen, blindgeschlossenen Zipfel der Ovidukt einmündet. Das scharfe Abschneiden des Hodenfeldes vor dem Atrium ist bei diesen jungen Gliedern noch auffälliger als bei den reifen.

Es ist nunmehr unsere Aufgabe, Gattung und Art der vorliegenden Cestodenstücke festzustellen, eine bei dem heutigen Stande der Systematik der Tetraphylliden und ganz besonders der Phyllobothriden leidige Aufgabe. Wir verweisen in dieser Hinsicht auf die Bemerkungen von Klaptocz (l. c. 325 und 358).

Ähnliche Formen, wie unser Scolex, und zwar Jugendstadien, finden sich z. B. bei G. R. Wagener abgebildet (l. c. 1854, T. 9, Fig. 105 und 110, ferner l. c. 1857, T. 2, Fig. 10). Doch haben diese Entwicklungsstadien nichts mit unserer Form gemeinsam. Ebensowenig die von J. P. van Beneden (l. c. 1850, T. I, Fig. 7 oder 18) abgebildete Form. Ähnlicher könnte nach den Abbildungen der Scolex von *Anthobothrium perfectum* van Beneden (*Monorygma* Dies.) befunden werden (van Beneden 1861, l. c. T. 17, Fig. 12). Doch ist er mit Rücksicht auf das Größenverhältnis in Wirklichkeit unserer Form keineswegs sehr ähnlich, abgesehen davon, daß die Kette völlig anders aussieht.

Offenbar ist unsere Scolexform von einer *Monorygma*artigen abzuleiten, indem die apikale Auxiliarhaftgrube der Bothridien von *Monorygma* sich allmählich vergrößerte und vertiefte, während der hintere Rest des Bothridiums durch die Aufwulstung des Randes und durch die muskulöse Verdickung zur zweiten Haftgrube wurde.

Auch bei Edw. Lintons (1897, pag. 443 und 1889, pag. 468 bis 469) *Anthobothrium angustum* und (Linton 1990, T. 41, Nr. 95, pag. 298 ff.) *Calyptrobothrium occidentale* zeigen sich Ähnlichkeiten, ohne daß an eine Identifizierung mit unserer Form zu denken wäre.

Unser Cestode ist also eine nach Gattung und Art neue Form. Wir benennen sie *Bilocularia hyperapolytica* nov. gen. nov. spec.

Charakteristik: Scolex klein mit kreuzförmig gestellten, kurzgestielten Haftscheiben, deren eine Fläche ausgesprochen nach vorne gewendet ist; die Hinterflächen der vier Bothridien liegen in einer Ebene. Von der Seite gesehen erhebt sich die Vorderfläche der Bothridien halbkugelförmig; auf der Vorderseite der Bothridien zwei tiefe, taschenförmige, ungefähr gleich große Sauggruben. Der Halsteil ist dünn und lang; am Ende beginnt die Proglottidenbildung. Die Glieder lösen sich äußerst frühzeitig ab, noch ohne Spur von Sexualanlagen.

Vorkommen: Darm von *Centrophorus granulosus*, Neapel.

Am Schlusse meiner Arbeit fühle ich mich verpflichtet, dem Institutsvorstande Herrn Prof. K. Grobben für die liebenswürdige Gewährung eines Arbeitsplatzes im I. zoologischen Institute und insbesondere Herrn Prof. Th. Pintner für seine stete Hilfeleistung bei der Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1861. Beneden, J. P. van, Mémoire sur les vers intestinaux in: Supplément aux Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. Paris. Tom. II.

1850. — Les vers cestoïdes ou Acotyles in: Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mémoires de l'Académie Royale de Belgique. Tom. 25.

1906. Klaptocz, Bruno, Neue Phyllobothrien aus Notidanus (Hexanchus) griseus G. M. in: Arb. Zoolog. Inst. Univ. Wien. Tom. 16, pag. 325—360, 4 Figuren, T. 15.

1889. Linton, Edwin, Notes on Entozoa of Marine Fishes of New-England with descriptions of several new species. Ann. Rep. Commiss. Fish and Fisheries for 1886. Washington.

1897. — Notes on Cestode Parasites of Fishes in: Proc. U. S. National-Museum, Vol. 20, Washington.

1900. — Fish Parasites collected at Woods Hole in 1898 in: U. S. Fish Comm. Bull. for 1899.

1901. Lühe, Max, Über einen eigentümlichen Cestoden aus Acanthias. Zoolog. Anzeiger, XXIV. Bd., Nr. 615, vom 10. Juni.

1902. — Urogonoporus armatus: Ein eigentümlicher Cestode aus Acanthias in: Archives de Parasitologie, Paris.

1903. Odhner, Th., Urogonoporus armatus Lühe 1902, die reifen Proglottiden von Trilocularia gracilis Olsson 1896 in: Archiv f. Parasitologie, Tom. 8, pag. 465—471.

1881. Pintner, Th., Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers in: Arb. Zoolog. Inst. Univ. Wien. Tom. 3, pag. 167.

1854. Wagener, Gu. R., Die Entwicklung der Cestoden nach eigenen Untersuchungen, in: Verhandlungen der kais. Leopold.-Carolinischen Akademie der Naturforscher. 24. Bd. Suppl.

1857. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer in: Natuurkundige Verhandelingen van de Holland'sche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem.

Tafel-Erklärung.

Sämtliche Figuren sind von Herrn Universitätszeichner A. Kasper gezeichnet.

Figurenbezeichnung: *c* = Cirrus, *cb* = Cirrusbeutel, *do* = Dotterstöcke, *dog* = gemeinsamer Dottergang, *K* = Keimstock, *ovd* = Ovidukt, *s* = Schluckapparat, *sd* = Schalendrüsen, *rs* = Receptaculum seminis, *te* = Hoden, *Ut* = Uterus, *ve* = Vasa efferentia, *vd* = Vas deferens, *vag* = Vagina, *n* = Seitenstämme des Nervensystems.

Fig. 1. Eine reife Proglottis in natürlicher Größe.

Fig. 2. Dieselbe mäßig vergrößert.

Fig. 3. Das Vorderende einer Proglottis bei 60facher Vergrößerung nach einem in Formol konservierten, mit Safranin gefärbten Präparat.

Fig. 4. Das Hinterende einer reifen Proglottis bei 60facher Vergrößerung. Nach einem Formol-Safraninpräparat.

Fig. 5. Die weiblichen Leitungswege, zirka 105mal vergrößert. Präparation wie oben.

Fig. 6. Atrium genitale, Cirrusbeutel, Vas deferens, Vasa efferentia, Vagina, 105mal vergrößert.

Fig. 7. Eine junge Proglottis, 24mal vergrößert.

Fig. 8. Atrium, Vagina, Ovidukt und Uterus, Vas deferens einer ebensolchen jungen unausgewachsenen Proglottis, 105fache Vergrößerung.

Beitrag zur Anatomie und Histologie der Euphausiiden.

Von **Franz Raab.**

(Mit 2 Tafeln und einer Textfigur.)

Einleitung.

Die systematische Stellung der Euphausiiden war schon oft Gegenstand von Erörterungen. Während man die Euphausiiden früher allgemein mit den Mysiden und Lophogastriden als Schizopoden zusammenfaßte, trennte Boas diese Familien und stellte für sie die Unterordnungen der Euphausiacea und Mysidacea auf, erstere nur für die Euphausiiden, letztere für die Mysiden und Lophogastriden. In der Folgezeit traten manche Autoren für diese Auffassung ein, zu erwähnen wäre hier besonders Hansen und Calman, welch letzterer eine nähere Verwandtschaft zwischen Mysiden und Euphausiiden bestreitet, während andere, wie Claus, G. O. Sars und Chun, die Unterordnung der Schizopoden, beibehielten.

Anatomisch waren, wenn man von kurzen Bemerkungen von Claus, Boas und G. O. Sars absieht, die Euphausiiden nur einmal Gegenstand genauerer Darstellung, und zwar war es Chun, der den inneren Bau von *Stylocheiron* beschrieb. Es schien daher die Untersuchung der Anatomie einer Euphausiidengattung eine sehr dankbare Aufgabe und auf Rat von Herrn Prof. Grobben unternahm ich diese. Als ich sie schon abgeschlossen hatte und das Manuskript fast fertig vorlag, erschien eine Arbeit Zimmers über das gleiche Thema. Ich konnte diese Arbeit noch in der Besprechung der Literatur berücksichtigen. Wenn sich nun auch meine Resultate vielfach mit denen Zimmers, welche an *Euphausia superba* Dana gewonnen sind, decken, so scheint mir dennoch die Publikation der Anatomie von *Meganyctiphanes,* welche Gattung mein hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt war, nicht überflüssig, da zwischen den bis-

lang bekannten Formen von Euphausiiden mannigfache, bedeutende Unterschiede bestehen und es daher interessant ist zu sehen, wie die Verhältnisse bei *Meganyctiphanes*, die ja nach Chuns Auseinandersetzung einen sehr primitiven Typus unter den Euphausiiden repräsentiert. liegen, außerdem aber meine Untersuchungen Punkte, welche Zimmer kurz behandelt, ausführlicher darstellen und in ihren Ergebnissen vielfach von denen des letztgenannten Forschers abweichen.

Die Resultate meiner Untersuchung habe ich inzwischen in einer kurzen Mitteilung im „Zoolog. Anzeiger" veröffentlicht.

Bevor ich zu meinem Gegenstande übergehe, möchte ich vor allem Herrn Prof. Grobben für die Anregung dieses Themas sowie für die wertvollen Ratschläge, mit welchen er mir jederzeit zur Seite stand, meinen tiefgefühlten Dank aussprechen. Auch Herren Prof. Pintner und Werner fühle ich mich für die liebenswürdige Anteilnahme an dem Verlaufe meiner Arbeit zu Dank verpflichtet.

Das Material, welches mir zur Verfügung stand, waren zahlreiche, verschieden konservierte Exemplare von *Meganyctiphanes norvegica* M. Sars. Sie stammten aus der zoologischen Station in Neapel. Herrn Dr. H. J. Hansen in Kopenhagen statte ich für die Freundlichkeit, mit welcher er die Bestimmung der Spezies übernahm, an dieser Stelle meinen besten Dank ab. Außerdem hatte ich noch reichliches Material von *Euphausia krohni* Brandt. Die Untersuchung wurde teils an Schnitten, teils an den ganzen Organen, die mit Nadeln aus dem Tier herauspräpariert waren, durchgeführt. Als vorzügliche Methode zur Erlangung von Übersichtsbildern fand ich folgende: die Tiere werden wie gewöhnlich in Paraffin eingebettet, dann entfernt man in dünnen Lagen mit einem scharfen Skalpell die eine Hälfte des Tieres, bis man einen Medianschnitt durch das ganze Tier erhält. Eine Verschiebung der Organe ist dabei durch die Paraffineinbettung gänzlich unmöglich gemacht. Das Paraffin wird nun in Xylol oder einen anderen Intermedium aufgelöst und das Präparat vorsichtig in Alkohol übergeführt. Auf diese Weise erhielt ich vorzügliche Präparate des situs viscerum.

Der Darmkanal.

Die ersten Angaben über den Bau des Darmkanals einer Euphausiidengattung verdanken wir Chun. Er untersuchte *Stylocheiron*, beschreibt das Chitingerüst des Magens und ein gerade durch den

ganzen Körper verlaufendes Intestinum. Gelderd untersucht an *Nyctiphanes couchii*, sowie an zahlreichen Mysidengattungen nur das Chitingerüst des Magenabschnittes. Er erwähnt auch zwei dorsal hinter dem Magen einmündende kurze Schläuche, die beiden dorsalen Darmdivertikel. Viel eingehender behandelt Zimmer die Bildungen des Magens von *Euphausia superba*. In dem folgenden Intestinum vermag er eine Trennung in Mittel- und Enddarm nicht zu erkennen.

Meine Untersuchungen über den Darmkanal der Euphausiiden ergänzen obige Autoren und behandeln vornehmlich die Abgrenzung und den histologischen Aufbau des Mittel- und Enddarmes. An einen kurzen muskulösen, etwas nach vorne aufsteigenden Oesophagus schließt sich der Magen, welcher den größten vorderen Teil des Cephalothorax einnimmt (Taf. I, Fig. 2). Er ist bei *Meganyctiphanes* etwas ausgedehnter als bei *Euphausia* und besteht in beiden Fällen, wie bei allen Malacostraken, aus zwei äußerlich durch eine Einschnürung voneinander geschiedenen Teilen, der pars cardiaca und der pars pylorica, welche mit einem komplizierten Chitingerüste ausgestattet sind. Von einer genauen Beschreibung desselben kann ich absehen, da es durch spezielle Untersuchungen zur Genüge bekannt ist.

Auf diesen Teil des Darmkanales folgt der Mitteldarm (Taf. I, Fig. 2). Wie bei den Decapoden ist er durch den Stäbchensaum seines hohen Zylinderepithels charakterisiert. Sein Vorderende liegt ein ganz kurzes Stück hinter der Grenze zwischen Cardiacal- und Pylorusteil des Magens und es ragen in den Anfang des Mitteldarmes noch Teile des Chitingerüstes des Pylorusanteiles des Magens hinein, so daß ein großes Stück des Darmes, das äußerlich dem Pylorusteil des Magens angehört, vom Mitteldarme gebildet ist. An der Ventralseite des Vorderendes des Mitteldarmes liegen die beiden großen Leber(Hepatopankreas-)mündungen, gegen welche der Mitteldarm jederseits eine kurze Vorwölbung bildet, an der Dorsalseite zwei kurze, nach vorne gerichtete Schläuche, die dorsalen Darmdivertikel (Taf. I, Fig. 2). Nach hinten reicht der Mitteldarm bis in die Gegend der Mitte des Herzens, wo er in den Enddarm übergeht. Er baut sich aus einem hohen Zylinderepithel auf (Taf. I, Fig. 3). Die Höhe der Zellen übertrifft ihre Breite um das 3—4fache. Nach innen sitzt ihnen ein deutlicher Stäbchensaum auf, nach außen folgt eine zarte, unregelmäßig längsgefaltete Tunica propria. An diese schließt sich eine Ringmuskellage an, eine Längsmuskelschichte ist nicht vorhanden. Die Ringmuskel bilden einzelne

Bänder, welche den Darm umgreifen. Außerhalb der Muskel scheint noch ein Bindegewebshäutchen vorhanden zu sein, doch konnte ich es am Mitteldarme nicht mit voller Sicherheit wahrnehmen.

Auf den Mitteldarm folgt der Enddarm (Taf. I, Fig. 4). Der Übergang vollzieht sich ohne jede besondere Bildung, indem einfach das Mitteldarmepithel durch das des Enddarmes ersetzt wird. Dieser durchzieht den hinteren Teil des Cephalothorax in fast ganz gerade gestrecktem Verlaufe und mündet mittels eines kurzen Rektums ventral an der Schwanzplatte aus. In seinem Innern zeigt der Enddarm keine Falten- oder Wulstbildungen, wie sie häufig z. B. bei Decapoden vorkommen. Die Zellen, welche ihn auskleiden, unterscheiden sich sehr von jenen des Mitteldarmes. Sie sind bedeutend niedriger als diese, die einzelne Zelle ist kaum höher als breit. An ihrer inneren Oberfläche scheiden sie eine sehr zarte Chitincuticula ab, welche bei der Fixierung sich meist von dem Epithel abhebt und dann auf Querschnitten im Darmlumen zu finden ist. Zimmer konnte bei *Euphausia superba* diese Cuticula, welche für den Enddarm charakteristisch ist, nicht finden; aber bei *Euphausia krohni*, die auch sonst im Baue des Darmkanals mit *Meganyctiphanes* übereinstimmt, ist sie, wie ich fand, gleichfalls vorhanden. An der Basalseite des Enddarmepithels folgt, wie bei den Zellen des Mitteldarmes, eine Tunica propria, welche an den meisten Präparaten eine regelmäßige Längsfaltung zeigt und oft weit vom Epithel sich abhebt. Diese Tunica stellt bei den Decapoden nach Frenzel eine Bildung vor, welche allein dem Mitteldarme zukommt; bei den Euphausiiden ist sie jedoch am Enddarme sogar stärker ausgebildet als am Mitteldarme. Nach außen liegen der Tunica die Ringmuskel eng an, welche ähnlich wie beim Mitteldarme als einfache Bänder den Darm umkreisen. Es wechseln breitere Bänder mit schmäleren ab. Wie auch Zimmer konstatiert, liegen die Kerne der Muskeln an der Dorsalseite des Darmkanals in einer geraden Reihe angeordnet, oft auch zwei solcher Kerne nebeneinander. Sie haben eine kugelige oder ellipsoide Gestalt und sind in einer Plasmaanhäufung eingelagert. Eine Längsmuskellage zwischen Tunica propria und Ringmuskel, wie sie Zimmer angibt, konnte ich nicht konstatieren; die an Totopräparaten und flächigen Anschnitten deutlich sichtbare Längsstreifung ist vielmehr der Ausdruck der Faltung der Tunica propria. Außer den an der Dorsalseite genau über den Muskelbändern angeordneten Kernen der Ringmuskelschichte liegen noch zahlreiche Zellkerne an der ganzen Außenfläche des Darmes verstreut, welche im Gegensatze zu ersteren sehr flach sind. Sie ge-

hören einem zarten bindegewebigen Häutchen an, welches den Darm und dessen Muskulatur außen umgibt.

Es finden sich also am Darme der Euphausiiden alle jene Teile vor, welche bei den Decapoden vorkommen, wenn sie auch bei diesen weit komplizierter gebaut sind. Der Mitteldarm ist ebenso wie bei diesen kurz, mit Stäbchenzellen ausgekleidet und beginnt mit der Einmündung des Hepatopankreas, der Enddarm ist mit einer Cuticula versehen. Die in letzterem bei den Decapoden meist vorhandenen Längswülste fehlen. Die Muskellage ist bei den Decapoden meist sehr stark entwickelt und setzt sich mindestens aus Längs- und Ringmuskelschichten zusammen, bei den Euphausiiden besteht sie aus einfachen Ringmuskelbändern. Die Bindegewebsschichte ist bei den Decapoden gleichfalls bedeutend stärker ausgebildet, was wohl auch mit der ansehnlicheren Körpergröße zusammenhängen dürfte.

Die Mitteldarmanhänge.

Als Mitteldarmanhänge sind die beiden dorsalen Darmdivertikel (Cöcaldrüsen) und das Hepatopankreas zu bezeichnen. Über den histologischen Aufbau der ersteren finde ich nirgends Angaben. Sie bestehen bei den von mir untersuchten Formen aus hohen Zylinderepithelzellen, welche denen des Mitteldarmes sehr gleichen, doch konnte ich einen Stäbchensaum nicht wahrnehmen.

Bezüglich des Hepatopankreas hebt Claus als erster den Gegensatz zu den Mysiden hervor, daß es sich nämlich aus zahlreichen Schläuchen zusammensetzt. Sars und Chun bestätigen diese Angabe und letzterer beschreibt die Verhältnisse für *Stylocheiron* genauer, indem er die Einmündung in jederseits einen Sinus konstatiert, welche sich in den Darm öffnen. Zimmer findet bei *Euphausia superba* die gleichen Verhältnisse. Die Leber (Hepatopankreas) von *Meganyctiphanes* zeigt, wie zu erwarten, einen ganz übereinstimmenden Bau (Taf. I, Fig. 2). Sie erfüllt gleichfalls den Raum unterhalb des Ovars vom Kaumagen bis zum Beginne der Abdominalmuskulatur, ist paarig und besteht aus zahlreichen kurzen Schläuchen, welche alle in einen nahe der Medianebene des Körpers gelegenen, ebenfalls paarigen Sinus von vorne, den Seiten und hinten einmünden. Diese Sinus erstrecken sich der Länge nach durch die ganze Leber und münden, wie schon bei der Besprechung des Mitteldarmes erwähnt, an dessen Vorderende in den Darmkanal.

Über den feineren Bau des Hepatopankreas liegen bis jetzt nur Angaben Chuns vor. Es besteht darnach aus polyedri-

schen, mit ihrem freien Rande gegen das Lumen vorgewölbten Epithelzellen, welche an wohlerhaltenen Chromosmiumpräparaten einen dünnen Cuticularsaum erkennen lassen. Zimmer hebt für die Leber von *Euphausia superba* nur hervor, daß er ein äußeres Muskelnetz, wie es sich bei Decapoden findet, nicht habe konstatieren können.

Bei genauerer Untersuchung zeigt sich, daß die Verhältnisse weit komplizierter sind und sich alle Elemente, welche für die Decapodenleber charakteristisch sind, auch bei den Euphausiiden vorfinden. Über die Leber der Decapoden liegen spezielle Untersuchungen von Frenzel und über die Mitteldarmdrüsen des Flußkrebses von Apáthy und Farkas vor. In den Leberschläuchen von *Meganyctiphanes* lassen sich 3 verschiedene Arten von Zellen unterscheiden, welche nach der vom erstgenannten Autor eingeführten Nomenklatur als: 1. undifferenzierte Zellen, 2. Fermentzellen, 3. Fettzellen zu bezeichnen wären.

Die undifferenzierten Zellen erfüllen das blindgeschlossene Ende jedes Schlauches (Taf. II, Fig. 17). Sie stehen dort dicht gedrängt und es bildet diese Stelle das Zentrum der Regeneration der Leberzellen. Die undifferenzierten Zellen (Taf. II, Fig. 7) sind Epithelzellen von ungefähr gleicher Höhe und Breite. Das Plasma zeigt eine fein fibrilläre Struktur, läßt aber eine Längsstreifung, wie sie sich bei den beiden anderen Zellelementen der Leber findet, nicht erkennen. Die Innenfläche ist mit einem von dem übrigen Plasma sich unterscheidenden Saum versehen, welcher sich später jedenfalls zum Stäbchensaum ausbildet, bei den undifferenzierten Zellen aber noch sehr niedrig ist. Die Kerne sind im Verhältnis zur Plasmamenge sehr groß und zeigen ein deutliches Chromatinnetz. Außerdem sind 2—3 mit Heidenhainschem Hämatoxylin sehr stark tingierbare Nucleolen vorhanden. Kernteilungsfiguren konnte ich nie beobachten.

Die Fermentzellen (Taf. II, Fig. 17) sind durch den Besitz einer sehr großen, im lebenden Zustande mit einem Fermente gefüllten Vakuole, der Fermentblase, gekennzeichnet. Ihre Form ist je nach der Größe der Fermentblase sehr verschieden, indem sie bald hohe Zylinderzellen sind und sich nur wenig gegen das Lumen vorwölben, bald aber durch die Fermentblase eine fast kugelige Gestalt annehmen und bauchig in das Lumen des Leberschlauches vorragen. Die Fermentblase ist häufig von einem Netzwerk plasmatischer Natur durchzogen. Oberhalb dieser Blase findet sich in der Regel eine mehrreihige Schichte von kleinen Vakuolen, welche

nur selten fehlen. Frenzel sieht diese Vakuolen bei den Decapoden als Bildungen noch unreifer Fermentzellen an, bei den Euphausiiden sind sie eine ganz regelmäßige Erscheinung an den Fermentzellen. Diese stehen mit ihrer Grundfläche immer auf der Basalmembran auf und lösen sich niemals, wie dies bei Decapoden in der Regel der Fall ist, von ihr los. Das Plasma ist durch die Ausbildung der Fermentblase auf einen schmalen Streifen an der Zellbasis beschränkt, in der sich auch der Kern findet. Die freie Fläche dieser Zellen trägt einen Stäbchensaum. Der Kern zeigt ein deutliches zartes Chromatinnetz und 1—2 Nucleolen.

Die Fettzellen (Taf. II, Fig. 17) sind ursprünglich Zylinderzellen, erleiden aber durch den gegenseitigen Druck mannigfache Abänderungen, so daß papillenförmig in das Lumen vorgewölbte, sehr schmale, andrerseits wieder sehr breite bis kugelige Formen häufig sind. In ihrem Plasma enthalten sie zahlreiche Einschlüsse in Kugelform. Ihr Inhalt ist an Schnittapparaten gelöst und sie sind jedenfalls nach dem Vorkommen von ähnlichen Einschlüssen bei Decapoden als Fettröpfchen aufzufassen. Die Zahl dieser Fettkugeln ist in den einzelnen Zellen sehr verschieden, es gibt solche mit sehr vielen Fettkugeln, andere wieder zeigen nur wenige. Das Plasma bildet gleich dem der Fermentzellen an der Innenfläche einen Stäbchensaum aus. Wie auch bei den Decapoden, kann man an gut konservierten Exemplaren eine sehr zarte Längsstreifung des Plasmas nachweisen. Während diese das ganze Plasma durchziehende Streifung nicht häufig zu sehen ist, ist eine schmale Plasmazone unterhalb des Stäbchensaumes in der Regel deutlich gestreift, und zwar ist diese Streifung etwas gröber als die zuerst beschriebene. Der Kern liegt nahe der Zellbasis und gleicht in seinem Baue jenen der Fermentzellen, ist jedoch etwas größer als bei diesen.

Was die Anordnung dieser drei Zellarten in den einzelnen Schläuchen betrifft, so konnte ich wahrnehmen, daß sie eine ganz konstante ist und sich in jedem Schlauche in gleicher Weise vorfindet. Die undifferenzierten Zellen liegen immer an den blind geschlossenen Enden der Leberschläuche. An sie schließen sich gegen die Einmündung in den Sinus zu eine Anzahl von Fermentzellen an, deren Fermentinhalt nahe den undifferenzierten Zellen gering ist, gegen den Sinus zu aber immer an Menge zunimmt, so daß die Annahme, daß sie direkt aus den undifferenzierten Zellen hervorgehen, berechtigt erscheint. Nun folgen die Fettzellen, welche die Schläuche bis zur Einmündung in den Sinus auskleiden. Eine solch

konstante Anordnung der verschiedenen Zellelemente kommt bei Decapoden nicht vor und es stellt uns dies jedenfalls einen primitiveren Charakter der Euphausiiden vor, wie überhaupt gleichwie der Darmkanal, auch das Hepatopankreas einen einfacheren Bau zeigt als bei den Decapoden.

Alle drei Zellarten sitzen mit ihrer Basalfläche einer zarten Tunica propria auf. Außen sind die Leberschläuche von einem Muskelnetze umsponnen, während Zimmer hervorhebt, daß er bei *Euphausia superba* ein solches nicht habe finden können. Es besteht aus zarten Ringmuskelfasern, welche in einem Abstande von 15—16 μ ganz regelmäßig die Schläuche umgürten (Taf. II, Fig. 17) und durch zahlreiche, noch feinere Längsmuskelfasern miteinander in Verbindung stehen. Da bei der Konservierung sich die Ringmuskeln kontrahieren, sind die Leberschläuche an diesen Stellen etwas eingeschnürt. Das Vorhandensein dieses Muskelnetzes stellt eine Übereinstimmung mit den Decapoden her, bei welchen es sich in ganz ähnlicher Ausbildung findet.

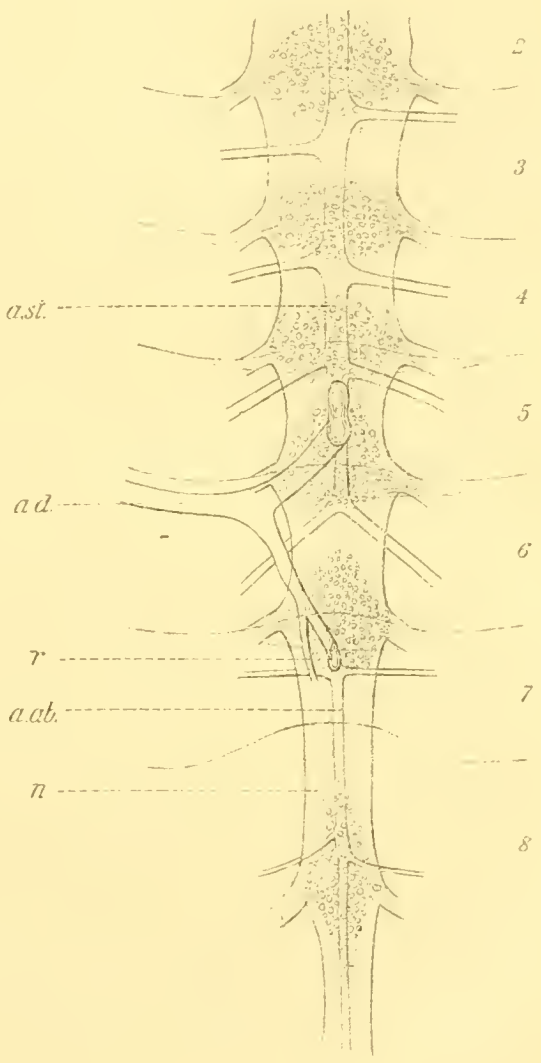
Das Nervensystem.

Erst durch G. O. Sars wurde das Nervensystem einiger Euphausiidengattungen bekannt. Er findet übereinstimmend folgenden Bau: Das Cerebralganglion ist unter dem Vorderende des Magens gelegen. Es versorgt die Augen und die beiden Antennenpaare. Mit ihm steht vermittelst einer langen Schlundkommissur das aus 10 (nur bei *Gnathophausia* 9) median verschmolzenen Thorakal- und 6 Abdominalganglienpaaren zusammengesetzte Bauchmark in Verbindung. Die die Ganglien verbindenden Kommissuren sind paarig. Chun konstatiert für *Stylocheiron* den gleichen Aufbau des Nervensystems, welches indeß in diesem Falle eine sehr weitgehende Konzentration aufweist, indem die Thorakalganglien zu einer im medianen Längsschnitt fast einheitlichen Masse verschmolzen sind. Zimmer beschreibt in Übereinstimmung mit Sars das Nervensystem von *Euphausia superba*.

Das Nervensystem von *Meganyctiphanes* hat einen sehr ähnlichen Bau und ich will nur der Vollständigkeit halber hier eine kurze Beschreibung desselben anfügen. Es besteht aus dem Cerebralganglion, den median verschmolzenen 10 Thorakal- und 6 Abdominalganglienpaaren (Taf. I, Fig. 2). Das Cerebralganglion, vor dem Oesophagus gelegen, entsendet wie bei allen übrigen Formen Nerven zu den Augen und den beiden Antennenpaaren. Von den

Thorakalganglien sind die vorderen drei zusammengedrängt, wie dies auch schon Sars hervorhebt, zwischen dem 9. und 10. ist die Kommissur länger als zwischen den übrigen (Textfig.). Hervorzuheben ist, daß bei *Meganyctiphanes* die Kommissuren nie durch einen medianen Längsspalt getrennt, sondern immer miteinander verschmolzen sind. Wie ich mich auch an Schnitten überzeugte, stellen die Kommissuren im Thorax und Abdomen einen ganz einheitlichen Strang vor, der nur dort, wo Gefäße durchtreten, Lücken aufweist und, wo solche unmittelbar über oder unter dem Nervensystem verlaufen, eine seichte Rinne zeigt (Taf. I, Fig. 1).

Textfigur.



Dadurch aufmerksam gemacht, untersuchte ich auch Schnitte von *Euphausia krohni* auf diese Eigenschaft und konnte hier gleichfalls eine Paarigkeit der Kommissuren nicht wahrnehmen.

Das Nervensystem der Euphausiiden zeigt Ähnlichkeit mit dem der Mysiden, bei welchen es sich aus Cerebral-, 10 getrennten Thorakal- und 6 Abdominalganglien zusammensetzt. Unter den Euphausiiden ist im typischen Falle die gleiche Anzahl von Ganglien vorhanden und es erreicht nach Chuns Darstellung *Stylocheiron* die größte Konzentration der Thorakalganglien. Bei den Decapoden ist die Konzentration in allen Fällen eine bedeutend größere.

Der männliche Genitalapparat.

Die ersten Angaben über den anatomischen Bau des männlichen Genitalapparates stammen von Boas, der auch eine Abbildung desselben gibt. Er beschreibt einen unpaaren Hoden und davon ausgehende paarige Vasa deferentia. Die Ausmündung findet

er paarig am Sternum des 8. Thorakalsegmentes. Sars gibt eine ähnliche Beschreibung der Ausführungsgänge. Er findet ferner im Vas deferens unmittelbar vor der Ausmündung eine Spermatophore eingelagert. Nach Chun, der den männlichen Genitalapparat von *Stylocheiron* untersucht, ist bei dieser Gattung der Hoden paarig, die Ausmündung der Vasa deferentia liegt unpaar in der Mediane des 8. Thorakalsegmentes. Am eingehendsten ist die Beschreibung, welche Zimmer von *Euphausia superba* gibt. Er unterscheidet vier Abschnitte am männlichen Genitalapparat, die zahlreichen Hodenbläschen, die Vasa deferentia, den Spermatophorensack und das Spermatophorenlager. Da die Ergebnisse Zimmers mit den meinigen in vielen Punkten übereinstimmen, will ich, um Wiederholungen zu vermeiden, erst nachdem ich meine Befunde bei *Meganyctiphanes* geschildert habe, sie mit jenen Zimmers vergleichen.

Der männliche Genitalapparat besteht aus dem unpaaren Hoden und den davon ausgehenden paarigen Ausführungsgängen (Taf. II, Fig. 10). Der Hoden liegt im 4.—5. Thorakalsegmente der vorderen Wand des Pericards an und stellt ein hufeisenförmig gebogenes Organ vor, das an seinem Außenrande zahlreiche Ausbuchtungen (die Hodenbläschen) bildet, welche in einfacher Lage traubig um den mittleren Teil angeordnet sind. Die Hodenbläschen, die bei den reifen Männchen ganz dicht aneinandergepreßt liegen, stehen nicht alle in einer Ebene mit dem zentralen Teil in Verbindung, sondern sind nach den Raumverhältnissen höher oder tiefer angesetzt.

Von dem Hoden geht jederseits ein Vas deferens aus. Beide Ausführungsgänge verlaufen anfangs knapp nebeneinander nach hinten, machen dann einige Schlingen und ziehen hernach wieder eng bei einander gerade nach rückwärts bis in das 8. Thorakalsegment. Hier biegen sie plötzlich nach vorne und außen um, verlaufen, sich beträchtlich verdickend, parallel zu dem letzterwähnten Teil des Vas deferens ein kurzes Stück nach vorne und biegen abermals unter spitzem Winkel nach rückwärts um. Dieses Stück des Vas deferens trägt an seiner der Körperwand zugekehrten Seite eine taschenförmige Ausstülpung. Es verengt sich in seinem Verlaufe allmählich, wendet sich ungefähr im 8. Thorakalsegmente nach der Ventralseite und geht in einen letzten, sehr muskulösen Abschnitt, den Ductus ejaculatorius, über, welcher getrennt von dem der Gegenseite am Sternum des 8. Thorakalsegmentes ausmündet. Die männlichen Genitalöffnungen sind spaltförmig und ziemlich der Medianebene genähert.

Was nun den Aufbau und die Funktion der einzelnen Abschnitte betrifft, so hat der erste, auf den Hoden folgende, enge Teil des Vas deferens bis zu dem rückläufigen Stücke nur die Ausleitung der Spermatozoën, mit welchen er bei reifen Männchen auch ganz erfüllt ist, zu besorgen. Er besitzt ein Pflasterepithel. Der auf ihn folgende rückläufige Abschnitt weist eine beträchtliche Verdickung auf, welche dadurch hervorgerufen wird, daß das Epithel seiner Wandungen sehr hoch ist (Taf. II, Fig. 11). Sein Lumen ist nicht größer als das des vorhergehenden Teiles. Im Inneren dieses Abschnittes findet man häufig neben den Spermatozoën ein Sekret, das im vorhergehenden Abschnitte gänzlich fehlt und jedenfalls ein Produkt der Zylinderzellen des breiten Abschnittes vorstellt. Nach der zweiten Umbiegung und der Einmündung der seitlichen Tasche erweitert sich das Lumen des Vas deferens und sein Epithel flacht sich wieder ab. Dieser Teil wäre mit Chun als Spermatophorensack zu bezeichnen. Es findet sich nämlich hier bei geschlechtsreifen Männchen jederseits eine Spermatophore eingelagert (Taf. II, Fig. 2). Die Spermatophoren sind bekanntlich von flaschenförmiger Gestalt und ich fand sie bei einem Männchen, welches diese Verhältnisse am deutlichsten zeigte, mit dem halsähnlichen Teile in der Richtung der Ausmündung gelegen. Wie schon Chun angibt, erfolgt an dieser Stelle des Vas deferens auch die Bildung der Spermatophoren. Es sammeln sich hier die Spermatozoën, welche einfache elliptische Zellen mit einem runden oder ovalen Kerne vorstellen (Taf. II, Fig. 8), und das in dem vorhergehenden Abschnitte gebildete Drüsensekret in großen Mengen an, letzteres vorzüglich in dem oberen, flaschenförmig erweiterten Abschnitte. Das Epithel des Spermatophorensackes scheidet an seiner Innenfläche eine starke Cuticula ab, welche sich später ablöst, die Samenmasse samt dem Sekrete einschließt und so die Spermatophorenhülle bildet. So lange die Spermatophoren im männlichen Genitalapparate liegen, finde ich immer in ihrem Innern, und zwar speziell in dem erweiterten Grunde dieses Sekret, bei den an der weiblichen Spermatheka befestigten ist dieser Teil der Spermatophore leer. Das eingeschlossene Sekret besitzt jedenfalls, wie auch das in den Spermatophoren von Cyclopiden vorkommende Sekret, Quellungsvermögen und dient dazu, die Samenmasse aus der Spermatophore auszutreiben.

Die seitliche Tasche des Vas deferens ist immer mit einem anderen Sekrete ganz erfüllt, welches außerdem noch neben der Spermatophore ein Stück im Ausführungsgange hinabreicht. Dieses Sekret (Taf. II, Fig. 9) zeigt sich auf Schnitten, im Gegensatze zu dem Quellungs-

sekret im Innern der Spermatophore, als ein außerordentlich dichtes Netzwerk von wirr durcheinander geschlungenen, dicken Fäden, die sich mit Delafieldschem Hämatoxylin sehr intensiv färben und der die Spermatophore umgebenden Hülle sehr ähnlich sind. Dieses Sekret zeigt an Schnitten im Aussehen Übereinstimmung mit jenem, welches den Spermatophorenhals am weiblichen Körper umgibt, und ist somit wahrscheinlich als Kittsekret anzusprechen. Es unterscheidet sich aber von diesem hauptsächlich durch ein ganz anderes Tinktionsvermögen, indem es im männlichen Körper, wie schon erwähnt, bei Hämatoxylinfärbung intensiv blau wird, während das Kittsekret in der Spermatheka der Weibchen oft gelb und ungefärbt bleibt. Dieser Unterschied ließe sich aber leicht durch einen verschiedenen Zustand desselben Sekretes erklären. Manchmal färbt sich nämlich das Kittsekret auch in der Spermatheka noch stark. Das letzte Stück, das Vas deferens, hat wieder ein sehr enges Lumen. Es ist von einem niedrigen Epithel ausgekleidet und außen von einer starken Muskelschichte, und zwar einer inneren Längs- und äußeren Ringmuskellage umgeben; darnach wäre dieser Endabschnitt als Ductus ejaculatorius zu bezeichnen. Die Ausmündung erfolgt, wie schon erwähnt, getrennt von jener der Gegenseite, ziemlich stark median auf 2 Papillen, am Sternum des 8. Thorakalsegmentes.

Vergleichen wir nun die Befunde der Autoren bei anderen Gattungen von Euphausiiden, so finden wir natürlich bei allen untersuchten Formen den gleichen Typus wieder. Chun zeichnet die Hoden von *Stylocheiron* paarig, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß auch bei dieser Gattung die Hoden median zusammenhängen. Die Ausführungsgänge weisen einen ähnlichen Bau auf wie bei *Meganyctiphanes*, allerdings zeichnet Chun eine laterale Sekrettasche nicht. Boas bildet die Tasche für *Euphausia* ab. Sars findet bei *Euphausia pellucida* knapp vor der Ausmündung noch eine Auftreibung, welche dem Spermatophorensack Zimmers entspricht. Zimmer beschreibt den männlichen Genitalapparat von *Euphausia superba* ganz ähnlich, wie ich ihn bei *Meganyctiphanes* fand, ohne aber über die Histologie und Funktion der Teile nähere Angaben zu machen. Als Hoden bezeichnet er nur die traubigen Hodenbläschen und rechnet den hufeisenförmig gebogenen Teil zum Vas deferens. Da letzterer aber bei ganz jungen Männchen in seinem obersten Abschnitte mit Keimepithel erfüllt ist, stellt er jedenfalls einen Teil des Hodens vor, so daß wir von einem unpaaren Hoden sprechen müssen. Zimmer bezeichnet ferner den ganzen Teil des Vas deferens, in welchem die Spermatophore liegt, samt der taschen-

förmigen Ausstülpung als Spermatophorensack, während, wie ich gezeigt habe, die Tasche rein drüsiger Natur ist und die Spermatophore nur in dem erweiterten Teil des Vas deferens gebildet wird, welcher demnach allein als Spermatophorensack zu bezeichnen ist. Außerdem findet er, wie SARS, an dem von mir als Ductus ejaculatorius bezeichneten Abschnitte eine zweite Erweiterung, welche er mit dem Namen „Spermatophorenlager" belegt, da darin meist eine Spermatophore eingelagert ist. Während ich bei *Meganyctiphanes* von diesem Spermatophorenlager nichts sah, fand ich bei *Euphausia krohni* eine zweite solche Erweiterung, in der jederseits eine Spermatophore mit dem kolbenförmigen Teil der Öffnung zugekehrt liegt. Was die Lage der Spermatophoren in den männlichen Ausleitungswegen anbelangt, so wird immer angegeben, daß sie mit dem breiten Teile der Öffnung zugekehrt sind. Ich fand sie gleichfalls bei *Euphausia krohni* immer so gelagert, nur in dem einen auf Taf. II, Fig. 2 abgebildeten Falle von *Meganyctiphanes* lagen die Spermatophoren mit den Halsteilen der Öffnung zugekehrt; es stellt dieser Fall wahrscheinlich eine Abnormalität vor. Die Genitalöffnungen sind nach ZIMMER bei *Euphausia superba* gleichfalls paarig.

Der männliche Genitalapparat der Euphausiiden stimmt also teils mit dem der Mysiden, teils mit dem gewisser Decapoden überein. Der Bau des Hodens erinnert sehr stark an den der Mysiden, bei welchen sich gleichfalls traubig angeordnete Hodenbläschen finden. Während die Vasa deferentia bei Mysiden ohne weitere Differenzierungen bis zur Ausmündung verlaufen, sind bei den Euphausiiden im Zusammenhange mit der Bildung von Spermatophoren Differenzierungen vorhanden, wie solche GROBBEN in ähnlicher Ausbildung für einige Decapoden beschreibt.

Der weibliche Genitalapparat.

BOAS, von dem die erste Abbildung des männlichen Genitalapparates von *Euphausia* stammt, beschreibt auch die Gestalt des Ovars, doch ist seine Darstellung ungenau und unrichtig. Über die Ovidukte macht er keine Angaben. SARS beschreibt ganz flüchtig die Keimdrüse, die Ovidukte und deren Ausmündung am drittletzten Thorakalsegmente. CHUN untersucht *Stylocheiron* und kommt zu denselben Resultaten wie SARS. ZIMMER findet bei *Euphausia superba* ein Ovarium und Ovidukte von gleichem Bau wie bei den anderen Euphausiiden, jedoch die Ausmündung an den Basalgliedern der 6. Thorakalbeine.

Da in dem mir zur Verfügung stehenden Materiale von *Meganyctiphanes* nur wenige ganz geschlechtsreife Weibchen sich fanden, zog ich zur Untersuchung des weiblichen Genitalapparates vielfach *Euphausia krohni* heran; es zeigte sich bei beiden Formen eine weitgehende Übereinstimmung. Der weibliche Genitalapparat besteht aus 4 Abschnitten: 1. dem Ovarium, 2. den Ovidukten, 3. Drüsen, 4. Einrichtungen zur Vermittlung der Befruchtung.

Das Ovarium ist zwischen Herz und Darmkanal gelegen und besteht, wie bei allen bisher untersuchten Euphausiiden, aus einem vorderen unpaaren Teil, an welchen sich nach hinten zwei paarige Schenkel anschließen, die in der Medianebene eng aneinander liegen (Taf. I, Fig. 1). Im reifen Zustande erstreckt es sich vom ersten Thorakal- bis in das erste Abdominalsegment und weist der Länge nach eine schwach S-förmige Krümmung auf (Taf. I, Fig. 2), indem sich das Vorderende vor dem Pericard bis gegen die dorsale Körperwand hinaufbiegt. Außerdem drängt sich, ungefähr im 6. Thorakalsegmente zwischen die ventrale Muskulatur und den Darmkanal von jeder Seite ein Fortsatz der Ovarialschenkel ein, der bis nahezu an das Bauchmark herabreicht und sich bei beiden untersuchten Formen mit großer Konstanz vorfindet. Die Seitenränder der Keimdrüse sind infolge der großen Eiproduktion bei reifen Weibchen gelappt.

Das Keimlager des Ovars liegt, gleichwie Chun bei *Stylocheiron* zuerst fand, an der Ventralseite und wiederholt die Form der Keimdrüse, indem es gleichfalls aus einem vorderen unpaaren Teil und zwei Schenkeln besteht, welche sich ziemlich weit nach rückwärts erstrecken. Die jüngsten Stadien abgelöster Eier, welche auf Schnitten viel mehr auffallen als das Keimlager und daher leicht zu einer Verwechslung mit diesem führen können, finden sich über die ganze zentrale Fläche der Dorsalseite gelagert und erfüllen große Teile des gelappten Randes. Von diesen Stellen aus nehmen die Eier gegen die Ventralseite bis zum Keimlager, sowie gegen die Abgangsstelle der Ovidukte allmählich an Größe zu, so daß unmittelbar über dem Keimlager die zur Ablage reifen Eier zu liegen kommen. Die allmählich an Größe zunehmenden Eier ordnen sich von der Dorsalseite in schief nach der Ventralseite ziehenden geraden Querreihen an, so daß das Ovarium an Längsschnitten ein sehr regelmäßiges Bild gibt. Eine solche Eireihe setzt sich aus 5—6 übereinanderliegenden Eizellen zusammen.

Das Keimlager bildet ein niedriges, kubisches Epithel. Wir treffen dort zahlreiche Kernteilungsfiguren und es sind in mehreren Lagen

übereinander die verschiedenen Stadien der Eibildungszellen angeordnet. Die vom Keimlager abgelösten Eizellen stellen in ihren jüngsten Stadien, wie wir sie z. B. an der Dorsalseite des Ovariums antreffen, kleine Zellen mit wenig sehr feinkörnigem Plasma und einem relativ sehr großen Kern vor. Dieser besitzt zahlreiche randständige Nucleolen. Je größer die Eier werden, um so grobkörniger wird das Plasma, welches immer mehr Dotter aufspeichert. Die in großer Zahl vorhandenen Nucleolen bilden in dem an Größe bedeutend zunehmenden Kerne einen inneren Wandbelag. Die größten Eier, die wir in den Ovarien finden, zeigen das Plasma mit Dotter ganz erfüllt.

Das Ovarium ist von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Die zur Ablage reifen Eier sind vollständig von einem Follikelepithel bekleidet, die jüngeren Stadien aber durch ein solches in Gruppen zusammengefaßt; so sind z. B. die oben erwähnten geradlinig angeordneten Eireihen gewöhnlich von einer solchen gemeinsamen Follikelhülle eingeschlossen (Taf. I. Fig. 2). Letztere besteht, wie flächige Anschnitte zeigen, aus einem Plattenepithel (Taf. II, Fig. 13). Das Plasma der 5—6eckigen Zellen ist von feinkörniger, etwas fibrillärer Struktur. Die Kerne sind sehr groß, flach, scheibenförmig. Auffallend ist ihr außerordentlich massives Chromatingerüst. Es besteht an den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten aus verschieden dicken Balken, zwischen welchen sich noch ein zweites im Gegensatze zu ersterem sehr zartes Netzwerk ausspannt.

Den Verlauf der Ovidukte kann man leichter an jugendlichen Tieren mit kleinem Ovarium feststellen, da er bei diesen noch nicht von den später noch genauer zu behandelnden Drüsen eingeengt ist (Taf. I, Fig. 1). Sie entspringen ungefähr im 5. Thorakalsegmente aus zwei seitlichen Zipfeln der Ovarialschenkel und ziehen entlang der Pericardwand, die ventral gelegene Muskulatur des Thorax von außen umgreifend, nach der Bauchseite, dann nach innen und etwas nach rückwärts. Nach kurzem Verlaufe in dieser Richtung biegen sie fast unter einem rechten Winkel nach vorne um und münden mit nach vorne und etwas nach oben gerichteten Öffnungen getrennt nach außen. Sars und Chun geben die Genitalöffnung als unpaar an der Bauchfläche des 6. Thorakalsegmentes an, Zimmer findet sie an den Basalgliedern des Beinpaares an demselben Segmente. Bei beiden von mir untersuchten Formen liegen sie nicht an den Basalgliedern der Beine selbst, sondern gegen die Medianebene verschoben an zwei, mit diesen in Verbindung stehenden Platten, welche, wie ich noch zeigen werde, zur Sperma-

theka gehören. Die Ovidukte werden in ihrem ganzen Verlaufe von einem niedrigen Epithel ausgekleidet.

Dem weiblichen Genitalapparate gehört ein umfangreicher Drüsenkomplex an (Taf. I, Fig. 1). Daß dieser wirklich dem weiblichen Genitalapparate zuzurechnen ist, geht sowohl aus seiner Lage hervor, als auch aus dem Umstande, daß er sich in voller Entwicklung nur bei Weibchen mit gänzlich ausgebildetem Ovarium findet, bei jungen aber nicht zu sehen ist, bei Männchen gänzlich fehlt. Die Drüsen bilden zwei ventrolateral gelegene Längszüge, welche sich beiderseits von der Insertion des 3. Thorakalbeinpaares bis in das 7. Thorakalsegment ausdehnen. Auch in den Basalgliedern der Beine dieser Segmente finden sich zahlreiche solche Drüsen. In der Medianebene stehen die Drüsenzüge beider Seiten unterhalb des Bauchmarks durch relativ schwache Fortsätze in Verbindung. Außerdem sind die Ovidukte, wie schon erwähnt, ringsum von großen Drüsenanhäufungen umgeben, welche sie in ihrem ganzen Verlaufe eng anliegend begleiten (Taf. I, Fig. 1) und speziell hinter denselben noch zu einer größeren Masse zusammentreten. Sie stehen mit dem ventrolateralen Komplexe in Zusammenhang.

Diese Drüsen bieten schon bei schwacher Vergrößerung bei verschiedenen Individuen an mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten einen ganz verschiedenen Anblick; bald fallen sie durch ihre intensiv blaue Färbung stark auf, bald hingegen sind sie nur wenig tingiert und treten nicht hervor. Dieses so verschiedene Aussehen ist auf den Sekretionszustand, in dem sich die Drüsen bei der Konservierung des Tieres befanden, zurückzuführen, indem sie im ersten Falle ganz mit einem Farbe leicht annehmenden, grobkörnigen Sekrete gefüllt sind, in dem anderen sich aber nur das schwach färbbare Plasma im Zelleib vorfindet. Nur an letzteren, welche sich nicht gerade im Zustande stärkster Sekretion befinden, kann man die feinere, histologische Zusammensetzung erkennen. Sie zeigen den Bau, wie ihn oft Drüsen bei Crustaceen haben (Taf. II, Fig. 12). Um ein zentrales Lumen sind mehrere Zellen (je 5—6 auf einem Schnitte) zu einer kugeligen Gruppe angeordnet. Das Plasma bildet ein lockeres Netzwerk im Zellinnern und zeigt eine vom zentralen Lumen ausgehende sternförmige Strahlung. Ist das ganze Innere der Zellen von Sekret erfüllt, so erleidet die Form der Zellen natürlich durch den gegenseitigen Druck starke Veränderungen und alle histologischen Einzelheiten lassen sich nicht erkennen (Taf. II, Fig. 15). Es gelang mir nicht, die Ausmündung dieser Drüsen mit Sicherheit festzustellen. Es zeigen sich zwar in allen Drüsen-

anhäufungen, dem Außenrande nahe, Stränge, welche der Länge nach hindurchziehen und an den Ovidukten endigen: da ich aber in den Strängen nie ein Lumen fand, kann ich nicht entscheiden, ob es Ausführungsgänge der Drüsen in die Ovidukte sind. Dadurch, daß ein Teil der Drüsen den Ovidukten ganz anliegt und man also annehmen kann, daß er sein Sekret direkt in diese ergießt, gewinnt für die übrigen Drüsen, welche den Ovidukten nicht anliegen, die Annahme an Wahrscheinlichkeit, daß auch sie ihre Sekretionsprodukte in die Ovidukte ergießen. Was die Funktion dieser Drüsen betrifft, so ist wohl nichts anderes denkbar, als daß sie das Sekret zur Bildung der Eiersäckchen liefern, das sie bei der Eiablage in die Ovidukte ergießen.

In den bisher erschienenen Arbeiten, welche die Anatomie des weiblichen Genitalapparates von Euphausiiden behandeln, findet sich nirgends eine Angabe über diesen Drüsenapparat. Auch Zimmer erwähnt ihn nicht, hingegen beschreibt er folgendes: „Dagegen liegen die Spermatozoën bei den befruchteten Weibchen im Innern des Körpers in einer merkwürdigen Anordnung: In großen Massen trifft man sie hier an, überall in den Lücken zwischen den einzelnen Organen. Ja, sie dringen auch in die Cormopoden des 6. Paares, selbst in die Wände des Thelycums ein. Sie beschränken sich nicht darauf, die Hohlräume im 6. Segmente einzunehmen, sondern dringen auch weiter nach vorn und hinten im Körper vor, wobei sich unterhalb des Bauchmarks die Masse besonders weit nach vorne und hinten schiebt. Irgend von einer Wand oder einem Follikel ist diese ganze Masse nicht eingeschlossen, vielmehr verlaufen Gefäße und Muskel mitten durch sie hindurch. Es scheint, daß sie eine ganze der von Septen eingeschlossenen venösen Lakunen einnehmen. Was ihre Struktur anbetrifft, so erscheint ihr Plasma stark gequollen und die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht mehr überall erkennbar. . . . Offenbar ist diese (Masse) durch die Ovidukte eingedrungen und hat dann infolge starker Quellung die Wände der Gänge zerstört.“ Vergleichen wir nun diese Beschreibung der Spermatozoënmasse mit den von mir angegebenen Drüsen, so sehen wir, daß ihre Lage vollständig übereinstimmt. Daß es sich in beiden Fällen um dieselbe Bildung handelt, bestätigt auch der Vergleich der Abbildungen, welche Zimmer von den Spermatozoën außerhalb des weiblichen Körpers und dieser im Innern desselben liegenden Zellen gibt (Zimmer, Taf. XIV, Fig. 73, 74, 75, 76). Letztere sind ungefähr 5—6mal so groß als die Spermatozoën, was Zimmer dadurch zu erklären sucht, daß er für die Spermatozoën

ein Quellungsvermögen annimmt (das aber, wie ich später zeigen werde, nicht vorhanden ist) oder als ein durch die Konservierung hervorgebrachtes Kunstprodukt deutet. Außerdem ist eine solche Masseneinwanderung von Sperma in die Leibeshöhlenräume des weiblichen Körpers undenkbar. Es ist somit jene Masse, welche Zimmer als in den weiblichen Körper eingedrungene Spermatozoën beschreibt, identisch mit jener, die ich nach ihrem histologischen Aufbau als Drüsen erkannte.

Endlich sind dem weiblichen Genitalapparate noch äußere Einrichtungen zuzurechnen, welche die Aufgabe haben, die Spermatophore aufzunehmen und festzuhalten, das Sperma von der Begattung bis zur Befruchtung aufzubewahren und diese dann zu vermitteln. Die einzige ältere Angabe, welche diese Verhältnisse berührt, stammt von Claus. Er findet, daß bei *Euphausia* „die Spermatophore in der Mitte des drittletzten Thorakalsegmentes unter zwei vorstehende Platten mittelst eines festen Kittes angeklebt wird". Von da aus gelange das Sperma in einen besonderen Raum des weiblichen Körpers, über dessen Verbindung mit den Geschlechtswegen Claus nichts aussagt. Zimmer beschreibt diese Einrichtungen als Thelycum. Er findet bei *Euphausia superba* am Sternum des 6. Thorakalsegmentes eine Tasche, welche nach unten zu offen ist und nach vorne einen Gang besitzt. Sie wird durch drei vom Sternum ausgehende Flügel gebildet, von denen der eine median und hinten gelegen ist, die beiden anderen die laterale Begrenzung bilden. Im Inneren dieses Thelycums findet er in dem einen Falle Spermatozoën, in dem anderen eine kernlose Masse.

Ich finde am Stamme des 6. Thorakalsegmentes Einrichtungen, welche bei *Euphausia krohni* und *Meganyctiphanes* ganz gleich gestaltet sind. Ich nenne diese Einrichtungen Spermatheka, ein Name, welcher für ähnliche Organe, welche den gleichen Zweck haben, in anderen Crustaceengruppen üblich ist. Am Hinterende des Sternums des 6. Thorakalsegmentes bildet sich durch Falten der Körperwand ein, nur nach vorne offener, sonst geschlossener Raum aus (Taf. I, Fig. 14; Taf. II, Fig. 16), dessen untere (ventrale) Begrenzung nach vorne in eine mediane breite Platte ausläuft, deren Vorderrand dreigeteilt ist. Zwischen diese mediane Platte und die ventrale Körperwand schieben sich zwei laterale ziemlich dicke Platten ein, die ihren Ursprung aus der Wurzel der Basalglieder des 6. Thorakalbeinpaares nehmen und mit ihrem hinteren Rande mit der Körperwand zusammenhängen. An diese beiden seitlichen Platten der Spermatheka sind auch die weiblichen

Genitalpori aus den Basalgliedern der 6. Thorakalbeine hineingerückt (Taf. II, Fig. 14). Die lateralen Platten bewirken zweierlei, erstens verengen sie die vordere Öffnung der Tasche zu einem schmalen Spalt (der ventral von der medianen Platte überdeckt wird) und zweitens bilden sie mit der ventralen Körperwand eine hinten geschlossene, vorne offene Rinne, die Samenrinne, welche von dem hinteren erweiterten Raume der Spermatheka gegen die Basalglieder der Beine und somit zu den Oviduktöffnungen zieht. Die Spermatheka ist in der oben beschriebenen Gestalt nur bei völlig geschlechtsreifen Tieren vorhanden. Bei jungen Weibchen von *Meganyctiphanes* mit noch nicht ausgebildetem Ovarium sah ich immer nur die beiden lateralen Platten mit den Oviduktöffnungen bedeutend schwächer ausgebildet als bei den reifen; von einem geschlossenen Raum und der medianen Platte war nichts zu sehen.

Der Vorgang der Eibefruchtung dürfte sich nach obigen Befunden folgendermaßen abspielen: Bei der Begattung führt das Männchen die Spermatophore mit ihrem halsförmigen Teile von vorne in den Gang der Spermatheka ein. Die Rolle, welche hierbei den beiden ersten zu Greiforganen umgestalteten Abdominalbeinpaaren zukommen dürfte, erörtert Zimmer sehr genau. In der Spermatheka wird die Spermatophore durch den Druck der Platten festgehalten und außerdem durch ein im Vas deferens des Männchens abgeschiedenes Kittsekret befestigt. Dieses Sekret finde ich auch an Schnitten durch die Spermatheka begatteter Weibchen als eine meist blaßgefärbte chitinähnliche Masse, welche den Halsteil der Spermatophore umgibt. Durch die Spermatophore — welche ich, wie ich hier noch bemerken möchte, immer nur in der Einzahl an begatteten Weibchen vorfand, während Sars und Zimmer deren zwei und mehr an einem Weibchen antrafen — und das Kittsekret wird die vordere spaltförmige Öffnung der Spermatheka vollständig verlegt, so daß der hintere Raum nunmehr vollständig geschlossen erscheint. Aus der Spermatophore gelangt das Sperma in die Tasche der Spermatheka, wo ich es auch bei allen untersuchten begatteten Weibchen vorfand. Das Austreiben des Samens erfolgt jedenfalls, wie ich schon auseinandergesetzt habe, durch das in die Spermatophore mit eingeschlossene Quellungssekret und nicht, wie Zimmer vermutet, durch ein Quellungsvermögen der Spermatozoën selbst, da diese im Vas deferens, in der Spermatophore und endlich in der Spermatheka die ganz gleiche Größe besitzen, jene Masse aber, die Zimmer im Körper der Weibchen fand und als eingedrungenen Samen anspricht, wie ich gezeigt habe, Drüsen sind. Hier in der

Spermatheka können die Spermatozoën jedenfalls längere Zeit bleiben, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren. Der Befruchtungsvorgang spielt sich nun wohl so ab, daß die Spermatozoën in der Samenrinne, welche von der Tasche der Spermatheka zu den Ovidukten zieht, bis an die Genitalpori gelangen und die Eier beim Austritt in die sich gleichzeitig bildenden Eiersäckchen befruchten. Tatsächlich fand ich auch bei einem Weibchen in der Samenrinne Spermatozoën vor. Es würde sich also in diesem Falle der ganze Befruchtungsakt außerhalb des weiblichen Körpers abspielen und ein Analogon z. B. zu dem der Cyclopiden darstellen, welche gleichfalls ähnliche flaschenförmige Spermatophoren und eine median gelegene Spermatheka besitzen, von der aus die Samenzellen in Rinnen zu den weiblichen Genitalöffnungen gelangen und die austretenden Eier befruchten. Es wäre auch noch der unwahrscheinliche Fall denkbar, daß die Samenkörper durch die Samenrinne in die Ovidukte gelangen und die Eier befruchten. Wenn sich diese Frage auch nur durch Beobachtung an lebendem Materiale endgültig lösen ließe, so glaube ich doch, da es mir niemals gelang, in den weiblichen Ausleitungswegen Spermatozoën aufzufinden, den zuerst besprochenen Fall als den richtigen annehmen zu müssen.

Bei einem Vergleiche der Anatomie des weiblichen Genitalapparates der Euphausiiden mit der der nächstverwandten Gruppen, der Mysiden und Decapoden, sehen wir in allem eine große Annäherung an letztere. Übereinstimmend ist in allen drei Gruppen das Ovarium aus zwei paarigen Teilen zusammengesetzt, welche durch einen medianen unpaarigen verbunden sind. Die Form des Ovariums ist bei Euphausiiden eine mehr gedrungene, ebenso wie bei den Decapoden. Während bei den Mysiden der Same durch einen Penis an der Basis des letzten Thorakalbeinpaares auf die Weibchen übertragen wird, stimmen die Euphausiiden in dem Besitze von Spermatophoren und einer Spermatheka mit einigen Decapoden überein. Das bei Penaeiden und anderen Decapoden als Thelycum bekannte Organ dürfte dieselbe Funktion haben wie die Spermatheka der Euphausiiden.

Das Gefäßsystem und die Respirationsorgane.

Claus behandelt in seiner Arbeit über das Gefäßsystem der Schizopoden sehr ausführlich das der Mysiden, über jenes der Euphausiiden macht er nur sehr wenige Bemerkungen. Er gibt an, daß ein kurzes Herz vorhanden ist, mit 3 Paaren von Ostien, von

welchem die gleichen Gefäße wie bei Decapoden abgehen. Überhaupt hebt er die große Ähnlichkeit mit dem Gefäßsysteme der Decapoden hervor. SARS zeichnet ebenfalls am Herzen 3 Ostienpaare und dieselben vom Herzen ausgehenden Hauptstämme. Ausführlicher befaßt sich CHUN mit dem Blutgefäßsystem von *Stylocheiron*. Seine Angaben über die Zahl der Ostienpaare stimmen mit denen von CLAUS überein. Er verfolgt den weiteren Verlauf der Gefäße und findet, daß die Aorta cephalica Kopf und Augen mit Blut versorgt. Die Aorta descendens teilt sich nach seinen Angaben oberhalb des Bauchmarks in einen vorderen oder hinteren Ast, beide treten durch dieses hindurch und münden in eine Thorax und Abdomen durchziehende Sternalarterie. Außerdem konstatiert CHUN, daß neben einer unpaaren Arteria abdominalis superior noch zwei Arteriae laterales posteriores vorhanden sind, welche CLAUS nicht erwähnt. Am eingehendsten befaßt sich ZIMMER mit den Gefäßen von *Euphausia superba*. Er findet nur 2 Ostienpaare am Herzen. Außerdem gibt er eine sehr ausführliche Beschreibung sämtlicher vom Herzen abgehender Gefäße und hebt als besonders auffallend den Umstand hervor, daß die Arteria abdominalis superior ein paariges Gefäß vorstelle.

Was meine eigenen Beobachtungen an *Meganyctiphanes* anbelangt, so stellen sie jetzt in manchen Punkten nur eine Bestätigung der Befunde ZIMMERS dar. Ich will mich daher kurz fassen und nur auf jene Punkte, wo sich bemerkenswerte Abweichungen finden, ein größeres Gewicht legen.

Das Herz (Taf. I, Fig. 2) liegt im 3.—6. Thorakalsegmente eng an der dorsalen Körperwand und hat eine gedrungene, in der Dorsalansicht trapezoide Form. Es besitzt nur zwei Spaltenpaare. Das vordere liegt mehr dorsal, das zweite mehr ventral, an dem Übergange der ventralen Herzwand in die laterale (Taf. I, Fig. 1). Nach vorne gehen 3 Gefäße ab, die mediane Aorta cephalica, welche, wie bei *Stylocheiron* und *Euphausia*, knapp unter der dorsalen Körperwand bis über das Cerebralganglion zieht und dieses sowie die Augen versorgt, und die beiden Arteriae laterales. Erwähnen möchte ich, daß die Aorta cephalica in ihrem ganzen Verlaufe von einer Membran begleitet ist, durch welche um sie herum ein geschlossener Raum gebildet wird (Taf. I, Fig. 6). Diese Membran dient jedenfalls dazu, den Verlauf der venösen Blutströme zu regeln. Ähnliche Bildungen, doch nicht so vollkommen geschlossen, finde ich um die beiden vorderen Lateralgefäße. Da ich leider nicht Gelegenheit hatte, an lebenden Tieren die Blutströmung zu unter-

suchen, kann ich über die genauere Funktion nichts mitteilen. Mit dem Pericard stehen diese Räume nicht in Verbindung. *Euphausia krohni* stimmt im Besitze und Verlaufe dieser Membranen mit *Meganyctiphanes* vollkommen überein.

Die 3 nach vorne ziehenden Gefäße entspringen eng nebeneinander aus dem Herzen, und zwar aus der Mitte der vorderen Wand desselben nahe dem dorsalen Rande. Dort, wo die vordere Herzwand in die ventrale umbiegt, entspringt ein Paar von kleineren Gefäßen, die Leberarterien (Arteriae hepaticae). Sie gehen knapp nebeneinander vom Herzen ab und divergieren in ihrem weiteren Verlaufe in die Leber.

Das größte Gefäß, welches an der Ventralseite des Herzens seinen Ursprung nimmt, ist die Aorta descendens. Sie verläßt das Herz nahe seinem Hinterende und verläuft bogig, die Gonaden seitlich umgreifend, nach der Ventralseite. Ein kurzes Stück oberhalb des Bauchmarks, an der Grenze zwischen 5. und 6. Thorakalsegment, teilt sie sich in einen vorderen und einen rückwärts verlaufenden Ast, welche beide das Nervensystem durchbohren, und zwar im 5., respektive an der Grenze zwischen 6. und 7. Thorakalsegmente (Textfig.). Der vordere Ast, die Arteria sternalis, entsendet gleich nach ihrem Durchtritt durch das Bauchmark, also im 5. Thorakalsegmente, ein Paar unter rechtem Winkel abgehender Gefäße zu den Beinen dieses Segmentes. Ich konnte die Arteria sternalis bis in das 2. Thorakalsegment verfolgen, wobei sie in jedem Segmente ein Paar von Gefäßen in die Gliedmaßen entsendet. Außerdem geht von ihr im 5. Segmente ein unpaares Gefäß nach hinten ab, welches median bis in das nächstfolgende Segment verläuft, sich hier spaltet und das Beinpaar dieses Segmentes versorgt. Der hintere Ast der Aorta descendens entsendet an der Oberseite des Bauchmarkes ein kleines Gefäß nach rückwärts, welches sich nach kurzem Verlaufe teilt. Auch Zimmer fand es bei *Euphausia superba*. Der Hauptstamm tritt dann, wie schon erwähnt, im 7. Thorakalsegmente durch das Bauchmark und durchzieht die letzten Thorakalsegmente sowie das ganze Abdomen (Arteria abdominalis inferior). Im 7. und 8. Thorakalsegmente gibt er je ein Paar von Seitengefäßen ab, während nach Zimmer bei *Euphausia superba* nur im 7. Segmente ein solches Gefäßpaar abgeht, welches sich teilt und auch das 8. Thorakalsegment versorgt.

Gleich hinter der Aorta descendens nimmt an der Ventralwand des Herzens ein Gefäßpaar seinen Ursprung, welches ventralwärts und nach hinten in die Muskulatur des Abdomens zieht.

Am Hinterende, wo die Ventralwand des Herzens nach der Dorsalseite aufbiegt, entspringt die paarige Arteria abdominalis superior. Während alle früheren Autoren nur von einer Abdominalarterie sprechen, findet sie Zimmer bei *Euphausia superba* sowie einigen anderen Euphausiidengattungen, darunter auch bei *Meganyctiphanes norvegica* paarig. Sie durchziehen oberhalb des Darmkanales das ganze Abdomen und geben in jedem Segmente einen Ast ab, welcher die Muskulatur des Abdomens umgreift und die Pleopoden versorgt.

Während sämtliche früheren Autoren, wie bereits erwähnt, bei Euphausiiden am Herzen 3 Ostienpaare konstatieren, findet Zimmer bei *Euphausia superba* nur 2 Ostienpaare. Dieser Forscher faßt mit Rücksicht auf die Angaben der anderen Autoren dies als eine spezielle Eigenschaft von *Euphausia superba* auf und nimmt an, daß hier das vorderste Ostienpaar durch den engen Anschluß des Herzens an die Dorsalwand des Körpers reduziert worden sei. Nachdem ich aber auch für *Euphausia krohni* und *Meganyctiphanes norvegica* das Vorhandensein von nur zwei Ostienpaaren festgestellt habe, ist es mit ziemlicher Sicherheit erwiesen, daß es eine die Euphausiiden gegenüber den Decapoden, bei welchen drei Paare von Ostien die Regel sind, charakterisierende Eigentümlichkeit ist. Das Vorhandensein von nur 2 Ostienpaaren stellt jedenfalls einen primitiven Charakter der Euphausiiden vor, da nach den Angaben von Claus die Zoëa- und Mysisstadien fast aller Decapoden nur zwei venöse Spaltenpaare am Herzen aufweisen. (Davon sollen nach demselben Forscher nur *Euphausia*- und *Penaeus*zoëen eine Ausnahme machen, indem sie nur ein Spaltenpaar besitzen.)

In der Anordnung der vom Herzen abgehenden Gefäße läßt sich bei Mysiden, Euphausiiden und Decapoden derselbe Typus erkennen. Doch schließen sich, wie schon Claus hervorhebt, die Euphausiiden durch den Besitz von paarigen Leberarterien enger an die Decapoden an als die Mysiden, bei welchen zwei unpaare, in der Medianebene des Herzens entspringende Gefäße vorhanden sind. Die Aorta descendens der Euphausiiden hingegen zeigt in ihrem Verlaufe eine größere Ähnlichkeit mit jener der Mysiden als der Decapoden. Es gelang Zimmer, an *Euphausia superba* ein zur Aorta descendens paariges, symmetrisches Gefäß aufzufinden, welches rudimentär ist. Bei keinem Exemplare der beiden von mir untersuchten Arten sah ich etwas von solch einem rudimentären Gefäße, welches also bei *Euphausia superba* allein vorzukommen scheint. Interessant ist die Aufspaltung der Aorta descendens und der Verlauf der von ihr ausgehenden

Gefäße unterhalb des Nervensystems in diesen 3 Gruppen. Bei den Mysiden (Claus, Taf. 1, Fig. 4) geht die Aorta descendens oberhalb des Bauchmarks im 6. Thorakalsegmente eine Dreiteilung ein und alle 3 Äste treten durch das Bauchmark. Der vorderste Ast versorgt die Thorakalbeine vom 5. Segmente an nach vorne, indem er in jedem Segmente paarige Seitenäste entsendet, der mittlere nur die des 6. Segmentes und der hintere die des 7. und 8., ohne aber weiter durch das Abdomen zu verlaufen. Bei *Euphausia superba* (Zimmer, Taf. I, Fig. 4 und 5) konstatiert Zimmer ein ganz ähnliches Verhalten, mit der unbedeutenden Abweichung, daß hier 7. und 8. Thorakalsegment nur von einem sich teilenden Gefäßpaare versorgt werden. Doch verläuft hier zum Unterschiede von den Mysiden der hinterste Ast der Aorta descendens als Arteria abdominalis inferior durch das ganze Abdomen und versorgt die medianen Leuchtorgane. Bei *Meganyctiphanes* tritt nach meinen Untersuchungen oberhalb des Nervensystems nur eine Zweiteilung der Aorta descendens ein und die Versorgung des 6. Thorakalbeinpaares übernimmt ein unpaarer Ast des vorderen Gefäßes, ohne daß aber eine Kommunikation der Arteria sternalis und abdominalis inferior stattfindet, wie sie sich nach den Angaben Chuns bei *Stylocheiron* finden soll. Bei Decapoden endlich tritt eine Teilung der Aorta descendens oberhalb des Nervensystems nicht mehr ein, sondern die Aorta descendens durchsetzt dieses einheitlich und geht hier in ein Thorax und Abdomen ohne Unterbrechung durchziehendes Gefäß über.

Was die Paarigkeit der Arteria abdominalis superior anbelangt, so erscheint mir die Erklärung, welche Zimmer dafür annimmt, zutreffend zu sein. Darnach wäre, da die untere Abdominalarterie die Leuchtorgane allein mit Blut versorgt, in die Beine aber keine Äste entsendet, die dadurch stärker in Anspruch genommene Abdominalis superior sekundär verdoppelt worden. Es zeigt demnach das Gefäßsystem der Euphausiiden eine weitgehende Annäherung an das der Decapoden, hat aber doch manchen ursprünglicheren Charakter.

Anschließend an das Blutgefäßsystem möchte ich hier eine Blutdrüse beschreiben (Taf. I, Fig. 6), welche ich nur bei *Meganyctiphanes* fand, bei *Euphausia krohni* jedoch nicht konstatieren konnte. In den Arbeiten über Euphausiiden ist sie nirgends erwähnt, nur Smith gibt ganz allgemein an, daß er auch bei Schizopoden eine Blutdrüse gesehen habe, ohne sie jedoch ihrer Lage und ihrem Baue nach zu beschreiben. Nach meinen Beobachtungen erfüllt sie

dorsal den vordersten Teil des Cephalothorax oberhalb des Cerebralganglions und reicht nach hinten bis über das Vorderende des Magens. Medianwärts tritt sie nicht ganz bis an die Aorta cephalica heran, sondern bleibt von ihr immer durch die Membran, welche, wie schon erwähnt, die Aorta cephalica umgibt, getrennt. Die Drüse stellt eine Anhäufung von Zellen vor, welche embryonalen Charakter zeigen. An den Seiten des Organes stehen die Zellen in kleineren Gruppen beisammen, welche gegen die Medianebene zu einer einheitlichen Masse verschmelzen. Zellgrenzen lassen sich deutlich erkennen. Die Kerne zeigen ein stark tingiertes Chromatinnetz und Mitosen sind sehr häufig (Taf. 1, Fig. 7). Gegen die Aorta cephalica zu wird das Gewebe lockerer und es finden sich hier überall zahlreiche Zellen an dem Rande der Drüse frei liegend. Sie stimmen mit den sonst im ganzen Körper zerstreuten Blutkörperchen an Größe und Gestalt überein und stellen demnach Blutkörperchen vor, welche sich eben von der Blutdrüse losgelöst haben.

Das Pericard bildet um das Herz einen vorne, ventral und hinten vollkommen abgeschlossenen, lateral jedoch gegen die abführenden Blutlakunen der Kiemen hin offenen Raum (Taf. I, Fig. 5). Seine untere Begrenzungswand beginnt ungefähr im 3. Thorakalsegmente an der Körperwand. Von hier verläuft sie schräg, parallel zum Herzen, nach hinten und gegen die Ventralseite, biegt dann, immer die Herzwand begleitend, nach rückwärts und verläuft über das Herzende hinaus bis in das 1. Abdominalsegment. Hier setzt sie sich an ein chitiniges Band an, welches von der dorsalen Körperwand entspringt und quer durch das erste Abdominalsegment verläuft. Die ventrale Begrenzungsmembran des Pericards liegt zwischen Ovar und Herz und steht mit letzterem durch zahlreiche Fäden in Verbindung. Sie ist median dorsalwärts gewölbt und reicht lateral in den letzten Thorakalsegmenten bis zu den Kiemen an den Beinen hinab (Taf. I, Fig. 1). An der Dorsalseite des Herzens ist eine eigene Wand des Pericardiums nicht vorhanden, sondern es bildet hier die Körperwand die Begrenzung des Pericardialsinus. Der Pericardialsinus, dessen größter Abschnitt, abgesehen von den lateralen, zu den Kiemen führenden Fortsetzungen hinter dem Herzen gelegen ist, wird von Muskeln durchzogen.

Die Wand des Pericards ist im medianen Teil rein bindegewebig, die abfallenden lateralen Partien enthalten aber Muskelfasern, welche einen von der Ventral- gegen die Dorsalseite gerichteten Verlauf nehmen.

Als Respirationsorgane dienen natürlich vor allem die Kiemen der Thorakalbeine, aus welchen das Blut in den letzten Segmenten sich direkt in das Pericard ergießt. Außerdem kommt aber jedenfalls der inneren Wand der Schalenduplikatur respiratorische Bedeutung zu. Das die innere Lamelle bekleidende Epithel zeigt den typischen Bau, wie ihn Grobben für die Schalenfelder von *Argulus*, Bernecker in vielen Krebsgruppen, darunter auch bei Mysiden an den respiratorischen Teilen erkannt hat. Es besteht nämlich aus hohen Zylinderzellen, deren Plasma eine senkrecht zur Oberfläche verlaufende Streifung zeigt. Dabei scheiden diese Epithelzellen eine nur sehr schwache Cuticula ab. Das Blut gelangt aus der Schalenduplikatur direkt in das Pericard.

Exkretionsorgane.

Als Exkretionsorgan funktioniert bei den Euphausiiden eine paarige Antennendrüse. Sars erwähnt sie für diese Gruppe zuerst, ohne aber eine Beschreibung zu geben. Chun beschreibt sie für die von ihm untersuchte Gattung *Stylocheiron* als einen hufeisenförmig gebogenen Gang in den Basalgliedern der zweiten Antennen, welcher an deren ventralen Fläche nach außen mündet und in seinem ganzen Verlaufe von einem einheitlichen sekretorischen Plattenepithel bekleidet ist, das an seiner freien Innenfläche einen Cuticularsaum erkennen läßt. Zimmer endlich findet bei *Euphausia superba* einen kreisförmig geschlossenen Schlauch ohne jede Differenzierung mit einer ventral gelegenen Öffnung nach außen. Die Ergebnisse meiner Untersuchung sind folgende:

Grobben hat zuerst die Exkretionsorgane der Crustaceen genauer untersucht und unterscheidet bei denselben drei durch ihren histologischen Bau deutlich voneinander geschiedene Abschnitte: 1. Das Endsäckchen, 2. den Harnkanal, 3. den Harnleiter. Bei allen Crustaceen, deren Exkretionsorgane später genauer untersucht wurden, konnte man diese 3 Bestandteile konstatieren. Sie sind auch bei den Euphausiiden vorhanden.

Die nachfolgende Beschreibung bezieht sich speziell auf *Meganyctiphanes*, doch konnte ich bei *Euphausia krohni* keinen bemerkenswerten Unterschied im Baue dieses Organes wahrnehmen. Die Antennendrüse ist im Basalgliede der 2. Antenne, nahe der Basis desselben gelegen und in die reichliche Muskulatur dieses Abschnittes eingebettet (Taf. II, Fig. 19). Sie ist mittelst bindegewebiger Bänder an den Wänden der Antenne befestigt.

Das Endsäckchen ist ein ovales Säckchen und steht durch eine Öffnung mit dem Harnkanale in Verbindung. Seine Längsachse trifft die der Antenne unter einem Winkel von ungefähr 45°. Es ist fast dreimal so lange als breit. Die genauere Form des Endsäckchens wird durch den Verlauf des Harnkanals bestimmt, welcher einen Ring bildet, in dessen Innerm es eingeschlossen liegt. Seine Wände begleiten die des Harnkanals ganz nahe und oft stehen die Basalmembranen beider Wände in direkter Verbindung. Außerdem sind zahlreiche bindegewebige Brücken vorhanden, so daß der Raum zwischen beiden, wie es auch in anderen Crustaceengruppen oft der Fall ist, in ein Netzwerk von Blutlakunen geteilt ist. Die Versorgung derselben mit Blut erfolgt durch einen starken Ast der Arteria lateralis anterior, welcher von der Dorsalseite herantritt und sich in zahlreiche Gefäße zerteilt. Die Mündung des Endsäckchens in den Harnkanal liegt dorsal nach vorne zu und führt in eine kurze, nach außen und der Ventralseite gerichtete Vorwölbung des Harnkanales. Sie ist umstellt von einem Kreis von 6 Schließzellen, welche einen Trichter bilden, wie solche in ähnlicher Weise auch von anderen Crustaceengruppen bekannt sind und jedenfalls die Funktion haben, ein Zurückströmen des Exkretes in das Endsäckchen zu verhindern. Ein die Öffnung des Säckchens umkreisender Schließmuskel, wie ihn Vejdovský z. B. für Gammariden angibt, ist nicht vorhanden.

Der übrige Teil des Harnkanales bildet, wie schon erwähnt, einen vollkommen geschlossenen Ring um das Endsäckchen. Dieser Ring liegt nicht vollkommen symmetrisch in der Medianebene der Antenne, sondern ist mit dem ventralen Teile nach außen geneigt. Er fällt daher in Fig. 19, Tafel II, nicht mehr in die Schnittebene. Die punktierten Linien deuten den Verlauf dieses Teiles des Harnkanales an. An Querschnitten ist das Lumen des Harnkanales breiter als hoch und seine Ränder reichen immer etwas über das Endsäckchen hinüber, so daß dieses fast gänzlich eingeschlossen ist. Der nach hinten gelegene Teil des Harnkanales ist sackförmig erweitert und stellt ein Sammelreservoir für das Exkret vor. Der histologische Bau spricht dafür, daß der Harnkanal nicht nur die Exkrete des Endsäckchens auszuleiten hat, sondern selbst gleichfalls exkretorische Funktion besitzt.

Von der Ventralwand des zuletzt erwähnten sackförmig erweiterten Teiles des Harnkanales führt medianwärts nach hinten ein trichterförmiges kurzes Stück gegen den letzten Abschnitt der Drüse, den Harnleiter. Dieser geht dann in einem nach rückwärts

und schief nach innen gerichteten Verlaufe zur Ausmündung, welche auf einer kleinen Papille nahe der Basis des ersten Gliedes der 2. Antenne liegt.

Histologie. Das Epithel, welches das Endsäckchen auskleidet, ist sehr flach (Taf. II, Fig. 18). Die einzelnen Zellen sind sehr ausgedehnt und ihre Oberfläche zeigt an der Stelle, wo der Kern liegt, eine Erhebung, von wo aus sich die Zelle gegen den Rand zu abflacht. Zellgrenzen lassen sich infolge der Niedrigkeit der Zellen nicht feststellen. Das Plasma ist grobkörnig und zeigt stellenweise Vakuolen. Gegen die Außenseite liegt es einer ziemlich starken Basalmembran auf. Die Kerne sind ellipsoidisch bis kugelig. Die Zellen des Harnkanales sind polygonal und bilden ein Pflasterepithel. Ihr Plasma zeigt faserige Struktur und läßt oft eine deutliche Streifung senkrecht zur Oberfläche erkennen. Diese Längsstreifung ist nicht an allen Präparaten sichtbar und oft nur stellenweise erkennbar. An der freien Innenfläche tragen die Zellen des Harnkanales einen speziell bei Sublimatfixierung gut erhaltenen Stäbchensaum und nach außen liegen sie, gleich den Zellen des Endsäckchens, einer Basalmembran auf. Die Kerne sind kugelig bis ellipsoidisch, von einer Verzweigung, wie sie Zimmer angibt, konnte ich nichts bemerken. Zwischen der Basalmembran des Endsäckchens und des Harnkanales bestehen, wie schon erwähnt, zahlreiche direkte Verbindungen, außerdem findet sich aber in diesem Raume noch Bindegewebe (Taf. II, Fig. 18). Dieses besteht aus mannigfach geformten Zellen, welche an ihrer Oberfläche Stützfasern bilden. Meist sind sie langgestreckt und spannen sich zwischen den beiden Wänden aus.

Die Zellen des Harnleiters stimmen in ihrem Baue mit dem Körperepithel überein. Sie sind kleiner als die des Harnkanales, ihr Plasma läßt keine Längsstreifung erkennen, an ihrer freien Innenfläche bilden sie wie das Körperepithel eine Chitincuticula aus.

Zimmer, welcher die Antennendrüse von *Euphausia superba* als einen kreisförmig geschlossenen Schlauch beschreibt, hat jedenfalls nur den Harnkanal gesehen. Es scheint mir bei der sonst so großen Übereinstimmung im Baue dieses Organes unwahrscheinlich, daß ein Endsäckchen bei dieser Form fehlen sollte, da es sowohl bei *Meganyctiphanes* wie bei *Euphausia krohni* deutlich wahrzunehmen ist. Wahrscheinlich hat auch Chun, welcher den oberen Schenkel der bei *Stylocheiron* nach seiner Beschreibung hufeisenförmig gebogenen Antennendrüse als Endsäckchen anspricht und für dieses den gleichen histologischen Aufbau aus Stäbchenepithel

konstatiert, nur einen Teil des Harnkanales gesehen, da das Endsäckchen wegen der Zartheit seiner Wandungen leicht der Beobachtung entgeht.

Die systematische Stellung.

Ortmann, Hansen und Calman traten fast nur auf Grund der äußeren Morphologie für die von Boas vorgeschlagene Trennung der Schizopodenunterordnung in Euphausiacea und Mysidacea ein. Vor allem weist Hansen auf die enge Verwandtschaft zwischen den Euphausiaceen und Decapoden hin und stellt sie den übrigen Malakostraken (exklusive Stomatopoden) gegenüber. Calman schließt sich ihm an und führt für erstere Gruppe (Euphausiacea und Decapoda) den Namen Eucarida, für letztere (Mysidacea, Cumacea etc.) den der Peracarida ein.

Die Aufrechterhaltung der Schizopodengruppe, für welche Claus, Gerstäcker, Sars und Chun sich aussprechen, läßt sich damit begründen, daß hier Familien vereint sind, welche den Besitz von primitiven Eigentümlichkeiten der Malakostraken gemein haben, deren eine Vertreter (Euphausiidae) aber zu den Decapoden, die anderen (Mysidae) zu den Cumaceen führen. Doch zeigen sich die Euphausiiden auch in ihren anatomischen Verhältnissen von den übrigen Schizopodengruppen (es ist allerdings nur die Anatomie der Mysiden einigermaßen bekannt) verschieden und stimmen so sehr mit den Decapoden überein, daß sie jenen jedenfalls schärfer gegenüberzustellen sind und eine Trennung der beiden Formenreihen vor allen mit Rücksicht auf die ausgesprochenen Beziehungen der Euphausiiden zu den Decapoden vollkommen berechtigt erscheint. Interessant wäre, die Anatomie der Lophogastriden zu kennen, und ich behalte mir dieses Thema, mit dessen Bearbeitung ich bereits begonnen habe, für eine spätere Arbeit vor.

Obwohl ich schon bei der Besprechung der einzelnen Organsysteme auf die weitgehende Ähnlichkeit der Euphausiiden mit den Decapoden hingewiesen habe, will ich hier kurz noch einmal die wichtigsten Punkte hervorheben. Am Darmsystem ist es vor allem die Zusammensetzung der Leber aus vielen Schläuchen, die, wie schon Claus hervorhebt, auf eine nähere Verwandtschaft der Decapoden hinweist. Am Nervensysteme läßt sich eine zunehmende Konzentration der Thorakalganglien konstatieren. Der männliche Genitalapparat weist außer in der Zusammensetzung des Hodens im Wesen

den gleichen Bau auf wie bei den Decapoden; so stellen die Differenzierungen der Vasa deferentia und die Ausbildung von Spermatophoren Übereinstimmungen mit den Decapoden dar, während die Männchen der Mysiden mittelst eines am letzten Thorakalbeinpaare ausgebildeten Penis die nicht in eine Spermatophore eingeschlossenen Samenkörper an die Weibchen übertragen. Auch der weibliche Genitalapparat zeigt mehr Ähnlichkeit mit dem der Decapoden als der Mysiden, so vor allem durch die Ausbildung einer Spermatheka. Während außerdem bei den Mysiden und Lophogastriden die Eier in einem an der Bauchseite des Cephalothorax gelegenen Marsupium ihre Entwicklung durchmachen, werden bei den Euphausiiden vielfach Eiersäckchen gebildet. Endlich sind auch der gedrungene Bau des Herzens und die paarigen Leberarterien typische Decapodencharaktere.

Zusammenfassung der Resultate.

Der Darmkanal der Euphausiiden läßt einen Vorder-, Mittel- und Enddarm erkennen. Der Mitteldarm ist durch sein Stäbchenepithel, der Enddarm durch seine zarte chitinige Cuticula charakterisiert. Die Leber baut sich aus drei verschiedenen Zellelementen auf, außen ist sie von einem Muskelnetz umsponnen.

Das Nervensystem besitzt unpaare Längskommissuren.

Der männliche Genitalapparat besteht aus einem unpaaren Hoden und paarigen Ausführungsgängen. Im Innern der Spermatophoren findet sich ein Quellsekret, welches von den hohen Zylinderzellen, die einen Teil der Vasa deferentia auskleiden, abgeschieden wird. Die Kittsubstanz, mittelst welcher die Spermatophoren am weiblichen Körper befestigt werden, wird in einer taschenförmigen Ausstülpung (Sekrettasche) der Vasa deferentia gebildet.

Zum weiblichen Genitalapparat gehören zahlreiche Drüsen zur Bildung der Eiersäckchen. Es findet sich an der Ventralseite des 6. Thorakalsegmentes eine Spermatheka, bestehend aus einer Tasche, in welche die Spermatophore von vorne durch einen Spalt eingeführt wird. Dieser Spalt wird seitlich durch zwei aus der Wurzel der Basalglieder der 6. Thorakalbeine entspringende laterale Platten, an welchen auch die Ovidukte ausmünden, begrenzt. Die Spermatozoën gelangen aus der Spermatophore in die Tasche und von hier durch zwei Samenrinnen zu den Genitalöffnungen, wo die Befruchtung der austretenden Eier erfolgt. Eine mediane unpaare Platte bewirkt einen ventralen Abschluß.

Das Herz, von decapodenähnlichem Bau, zeigt nur zwei Ostienpaare. Die Aorta descendens teilt sich oberhalb des Bauchmarks in 2 Gefäße, welche durch das Nervensystem treten. Die Arteria abdominalis superior ist paarig. Um die Aorta cephalica und die Arteriae laterales findet sich ein durch eine besondere Membran begrenzter Raum.

Im Vorderende des Cephalothorax findet sich eine umfangreiche Blutdrüse (nur bei *Meganyctiphanes* beobachtet).

Das Pericard ist vorne und rückwärts vollkommen geschlossen. Seine lateralen Wandteile enthalten Muskelfasern.

Die Antennendrüse besteht aus einem Endsäckchen, dem Harnkanal, der einen ringförmig geschlossenen Gang vorstellt, und den Harnleiter.

In der Anatomie der Euphausiiden finden sich sehr starke Annäherungen an die Decapoden, welche eine schärfere systematische Trennung von den übrigen Familien der Schizopodengruppe erfordern.

Literaturverzeichnis.

A. Apáthy S. m. Farkas B., Beiträge zur Kenntnis der Darmdrüsen des Flußkrebses. Naturwiss. Museumshefte Kolozsvár, Bd. 1, 1908.

Bernecker A., Zur Histologie der Respirationsorgane der Crustaceen. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., 27. Bd., 1909.

Boas J., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraceen. Morph. Jahrb., Bd. 8, 1883.

Bouvier E., Recherches anatomiques sur la système artériel des Crustacés décapodes. Ann. Sci. nat. sér. 7, Vol. 11, 1891.

Calman W. T., On the classification of the Crustacea Malacostraca. Ann. Magaz. Nat. Hist. ser. 7, Vol. 13, 1904.

Chun C., Atlantis, Biologische Studien über pelagische Organismen 5, 6. Bibl. zoolog., H. 19, 1896.

Claus C., Über einige Schizopoden und niedrige Malacostraceen Messinas. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 13, 1863.

— Über die Gattung *Cynthia* als Geschlechtsform der Mysideengattung *Siriella*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 18., 1868.

— Zur Kenntnis der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arb. d. zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 5, 1884.

— Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. d. zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 6, 1886.

Delage Y., Circulation et respiration chez les Crustacés Schizopodes (Mysis Latr.). Arch. zool. expér., sér. II. Vol. 1, 1883.

Frenzel J., Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.

— Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel, Bd. 25, 1884.

Gelderd Ch., Research on the digestive system of the Schizopoda. Anatomy, histology and physiology. Cellule, tom 25, 1909.

Grobben C., Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Arb. d. zool. Inst. Univ. Wien, Bd. I, 1878.

— Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Argusliden. Sitzungsberichte: Akad. Wien, CXVII, 1908.

Hansen H. J., Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz., Bd. 16, 1893.

— The genera and species of the order Euphausiacea, with account of remarkable variation. Bull. Inst. Océanogr. Monaco. Nr. 210, 1911.

Raab F., Zur Anatomie und Histologie der Euphausiiden. Zool. Anz., Bd. XLI. 1913.

Sars G. O., Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania 1867.

— Report on the Schizopoda coll. by H. M. S. Challenger, during the years 1873—1876. Rep. Challenger, Vol. 13. 1885.

Smith G., On the Anaspidacea. Quart. Journ. micr. science. tom. 53, 1909.

Vejdovsky F., Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 69, 1901.

Zimmer C., Untersuchungen über den inneren Bau von *Euphausia superba* Dana. Bibl. zool., Bd. 26, 1913.

Tafelerklärung.

Buchstabenbezeichnung.

a. ab. Arteria abdominalis superior.
a. c. Aorta cephalica.
a. h. Arteria hepatica.
a. l. Arteria lateralis anterior.
ant 2. Antenne.
bld Blutdrüse.
bdz Bindegewebszellen zwischen Harnkanal und Endsäckchen der Antennendrüse.
c Cerebralganglion.
cu Cuticula des Enddarmepithels.
d. e. Ductus ejaculatorius.
div Dorsales Darmdivertikel.
dr Drüsen des weiblichen Genitalapparates.
es Endsäckchen der Antennendrüse.
Fz Fettzellen der Leber.
Frz Fermentzellen der Leber.
gp Weiblicher Genitalporus.
h Herz.
hk Harnkanal der Antennendrüse.
hl Harnleiter der Antennendrüse.
hp Hepatopankreas.
h sin Sinus des Hepatopankreas.
i Enddarm.
k Keimlager des Ovariums.
ks Kittsekret.
l Laterale Platten der Spermatheka.
m Cardiacalteil des Magens.
md Mandibel.
mf Ringmuskel des Hepatopankreas.
mi Mitteldarm.
mk Kerne der Darmringmuskel.
n Bauchmark.
ov Ovarium.
ovd Ovidukt.
p Pericardium.
py Pylorusteil des Magens.
q Quellsekret im Inneren der Spermatophore.
r Respiratorisches Schalenepithel.
rm Ringmuskulatur des Darmes.
s Chitinsehne, an welche sich die Pericardwand ansetzt.
sin Der die Aorta cephalica begleitende Sinus.
sk Sekrettasche des Vas deferens.
sp Spermatophore.
sperm Spermatozoën.
sr Samenrinne zwischen Spermatheka und Genitalöffnung.
st Spermatheka.
t Tasche der Spermatheka.
te Hoden.
tp Tunica propria des Darmes.
und. z Undifferenzierte Zellen des Hepatopankreas.
z Zentrale Platte der Spermatheka.

Sämtliche Zeichnungen beziehen sich, wo nicht anders bemerkt, auf *Meganyctiphanes norvegica* M. Sars.

Tafel I.

Fig. 1. Schiefer Querschnitt (kombiniert) durch das 6. Thorakalsegment. Der Schnitt fällt links etwas weiter vorne als rechts. $^{30}/_{1}$.

Fig. 2. Sagittaler Längsschnitt durch *Euphausia krohni*. (Kombiniert und etwas schematisiert). Der Schnitt fällt nicht ganz in die Medianebene. $^{26}/_{1}$.

Fig. 3. Schnitt durch das Stäbchenepithel des Mitteldarmes. $^{600}/_{1}$.
Fig. 4. Querschnitt durch den Enddarm. $^{325}/_{1}$.
Fig. 5. Sagittalschnitt durch Herz und Pericard. $^{100}/_{1}$.
Fig. 6. Querschnitt in der Gegend des vorderen Magenendes *(m)* mit Blutdrüse. $^{60}/_{1}$.
Fig. 7. Stück der Blutdrüse, stärker vergrößert. Zentral ein eben geteilter Zellkern. $^{150}/_{1}$.
Fig. 8. Spermatozoën aus der Spermatophore. $^{600}/_{1}$.

Tafel II.

Fig. 9. Querschnitt durch den Spermatophorensack mit Spermatophore. $^{80}/_{1}$.
Fig. 10. Männlicher Genitalapparat. Nach einem Totopräparat. $^{26}/_{1}$.
Fig. 11. Querschnitt durch das drüsige (Quellsekret-)Epithel des Vas deferens. Außen die Bindegewebshülle. $^{325}/_{1}$.
Fig. 12. Eine zum weiblichen Genitalapparat gehörige Drüse, nicht mit Sekret gefüllt, im Schnitt. $^{325}/_{1}$.
Fig. 13. Follikelepithel des Ovariums (Flächenschnitt). $^{325}/_{1}$.
Fig. 14. Schnitt durch die laterale Platte der Spermatheka eines jungen Weibchens. Genitalporus, darüber die Samenrinne. $^{130}/_{1}$.
Fig. 15. Eiersäckchendrüsen, gefüllt mit Sekret. $^{375}/_{1}$.
Fig. 16. Spermatheka von *Euphausia krohni*. Nach einem Totopräparat. $^{1}/_{9}$.
Fig. 17. Ende eines Leberschlauches im Längsschnitt. $^{340}/_{1}$.
Fig. 18. Endsäckchenepithel und Bindegewebe der Antennendrüse. $^{340}/_{1}$.
Fig. 19. Sagittalschnitt durch das Basalglied der 2. Antenne mit Antennendrüse. Das ventrale Verbindungsstück des Harnkanales liegt außerhalb der Schnittebene. $^{90}/_{1}$.

Erklärung der Textfigur.

Verzweigung der Aorta descendens unter dem Bauchmark bei Nyctiphanes. $^{26}/_{1}$. *n* = Bauchmark, *a. d.* = Aorta descendens, *a. st.* = Arteria sternalis, *r* = Ramus ascendens, *a. ab.* = Arteria abdominalis inferior, 2—8 Thorakalsegmente und Gefäße für die Gliedmaßen.

Über die Kopfbildung cyclorhapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes.

Von **Dr. Bruno Wahl** (Wien).

(Mit 3 Tafeln und 20 Textfiguren.)

Die Eigentümlichkeiten des Baues des Kopfes der cyclorhaphen Dipterenlarven bildete schon zu wiederholten Malen den Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung seitens verschiedener Autoren. Seit den grundlegenden Arbeiten Leuckarts und Weismanns wurden verschiedene Gattungen und Arten genauer bezüglich der larvalen Kopfverhältnisse untersucht, darunter auch im besonderen die Gattungen *Calliphora* und *Musca*, ferner noch *Thrixion halidayanum Rond.* und *Platycephala planifrons (F.)*, sowie auch einige Larven der *Aschiza*. Wenn ich es dennoch unternehme, die Beschaffenheit des Baues einiger cyclorhapher Dipterenlarven, und zwar aus der Gruppe der *Schizophora*, hier eingehender bezüglich der larvalen Kopfverhältnisse zu behandeln, so geschieht es, weil diese komplizierten Verhältnisse bisher nie in so eingehender Weise dargestellt wurden und manche Einzelheiten, die bisher unserer Kenntnis sich entzogen haben, nur im Zusammenhange einer Darstellung des Ganzen verständlich gemacht werden können. Die genaue Kenntnis des larvalen Zustandes bildet auch den Ausgangspunkt für die Beobachtung der Veränderungen in der postembryonalen Entwicklungszeit, über die vor allem Weismann und van Rees grundlegende Beobachtungen veröffentlicht haben.

Die Fixierung des Untersuchungsmateriales erfolgte mittelst Sublimat-Alkoholgemischen, die für Larven kalt angewendet wurden, unter allmählicher Erwärmung in einem Thermostaten von 60° C; die Puppen wurden manchmal direkt mit heißem Gemische getötet oder auch erst mit heißem Wasser behandelt und nachher in Sublimatalkohol überführt. Öfters wurden auch Zusätze von

Eisessig oder verdünnter Essigsäure zu dem Konservierungsgemische gemacht. Zur Erleichterung des Eindringens der Fixierungsflüssigkeit wurden meist Einschnitte mit der Schere in das Abdomen der Larven vorgenommen oder es wurde bei Puppen das Hinterende mit der Schere abgeklappt. Ältere Puppen ließen sich meist leicht aus der Puppentonne ausschälen. Bei jüngeren gelang dies schwerer und oft nur unvollkommen. Befriedigende Resultate ergab manchmal die Methode, die jüngeren Puppen nach Eröffnung des Abdominalendes zu konservieren und unausgeschält bis zur Einbettung in Paraffin zu bringen, dann ohne einen umhüllenden Mantel von Paraffin abzukühlen und erst in diesem paraffinierten Zustande das Chitin abzuschälen oder mit dem Skalpell zu entfernen. Im übrigen ließ sich das Chitin der ersten Puppenstadien zum Teil leichter schneiden, wie jenes der ältesten Larvenstadien. Beim Schneiden wurde auch das Bestreichen der einzelnen Schnittoberflächen mit Mastixcollodium in einzelnen Fällen vorteilhaft zur Hilfe herangezogen. Die Larven (bzw. Puppen) von *Calliphora*, *Lucilia* und *Sarcophaga* konnte ich selbst aus dem Ei züchten, indem ich weibliche Fliegen dieser Gattungen in der Gefangenschaft ihre Eier auf rohes Fleisch ablegen ließ, das zugleich als Futter für die ausschlüpfenden Larven diente. Die Larven von *Dacus oleae Rossi* und eine in Alliumblättern parasitierende Fliegenlarve wurden im Freien in ihren Futterpflanzen gesammelt und sind durch die Eigenart ihres Pflanzenparasitismus genügend sicher erkennbar.

Bekanntlich ist nach Weismann (35 a, pag. 181 ff.) bei den cyclorhaphen Dipteren im Larvenstadium ein Teil des Kopfes eingestülpt und bildet einen larvalen Einleitungsabschnitt des Darmes. Ich habe seinerzeit nachweisen können, daß aber bei den cyclorhaphen Dipterenlarven *(Eristalis)* auch ein eigentlicher Pharynx vorkomme, an dessen Vorderende die Speicheldrüsen münden (33 a, pag. 43). Der vor dem Pharynx gelegene Einleitungsabschnitt des larvalen Darmes, das Kopfatrium, besteht aus zwei Teilen, deren erster bei *Eristalis* einen blasenförmigen Abschnitt darstellt, während der zweite Teil als Halsteil bezeichnet werden kann und in den eigentlichen Pharynx übergeht. Dem Kopfatrium hängt dorsal ein tiefer Blindsack, der Frontalsack an, welcher die Imaginalanlagen der Antennen und Augen trägt und nach hinten bis zum oberen Schlundganglion reicht, dem die Augenimaginalscheiben haubenförmig aufliegen.

Kopfatrium, Frontalsack und Pharynx besitzen komplizierte Chitinbildungen, die in verschiedenen Gruppen der cyclorhaphen

Dipterenlarven eine zum Teil verschiedene Ausbildung besitzen. Die Gesamtheit dieser Organe kann man als Cephalopharyngealapparat bezeichnen, mit welchem Ausdrucke die Bildungen der Hypodermis und Cuticula samt dem zugehörigen Apparat von Muskeln, Tracheen und Nerven zusammengefaßt werden; für die cuticularen Bildungen dieses Körperabschnittes und insbesondere für die stärker chitinisierten Teile derselben erscheint der Name Cephalopharyngealskelett passend (vgl. Becker 4, pag. 299 und Andries 2, pag. 333, Anm.). Das Cephalopharyngealskelett liegt zum großen Teile im vorderen Teile des larvalen Einleitungsabschnittes des Verdauungstraktes, also im Kopfatrium und Pharynx, gewisse Teile aber sind im Frontalsack gelegen und stehen zum Mechanismus der Nahrungsaufnahme nur insoferne in Beziehung, als sie den Pharynxmuskeln, bzw. einem gewissen Teil derselben als Anheftungsstelle dienen. In vielen Beschreibungen des Cephalopharyngealskelettes wird auf diese Eigentümlichkeit nicht genügende Rücksicht genommen (vgl. z. B. Deegener 6, pag. 240/241).

Ich selbst habe seinerzeit (33 a, pag. 43—49) die Morphologie dieses Cephalopharyngealapparates bei der Larve einer Syrphide *(Eristalis tenax L.)* beschrieben, also einer Fliege aus der Gruppe der *Cyclorhapha aschiza*. Wir wollen uns nun im folgenden mit den *Cyclorhapha schizophora* beschäftigen. Auch diese weisen die nämlichen Abschnitte des Cephalopharyngealapparates auf wie die *Aschiza*, nämlich die zwei Abschnitte des Kopfatriums, ferner den Frontalsack und den Pharynx, welcher letztere in den Oesophagus übergeht.

Die zur Untersuchung gelangten Formen besitzen durchwegs chitinöse Mundhakenbildungen, die schon oft Gegenstand der Untersuchung gebildet haben und dadurch höheres Interesse erregten, als man in verschiedener Weise versucht hat, gewisse Chitinhakenbildungen mit bestimmten Mundteilen der Fliegenimago, bzw. der Insekten und Arthropoden überhaupt zu homologisieren.

I. Das Cephalopharyngealskelett der Larve von Calliphora R.-D.

Schon lange ist es bekannt, daß die chitinöse Ausrüstung des Cephalopharyngealapparates während der Larvenentwicklung Veränderungen unterworfen ist. Hierauf haben seinerzeit auch bereits Leuckart (17) und Weismann (35 *a*) hingewiesen. Insbesondere wurde hervorgehoben, daß die junge Larve im ersten Häutungsstadium neben den paarigen Mundhaken noch einen unpaaren Mund-

haken besitzt, den man als Medianzahn bezeichnet hat, und der von Weismann als ein Verschmelzungsprodukt der Oberkieferanlagen gedeutet wurde, während andere Autoren in den paarigen Mundhaken die Mandibeln erkennen zu können glaubten. Während der Häutung der Larve wird nach Weismann der Medianzahn abgestoßen und nicht wieder erneuert; die älteren Larven sollen nur die paarigen Mundhaken besitzen, die aber, wie alle übrigen chitinösen Bildungen des Cephalopharyngealapparates, mit Ausnahme des vorerwähnten Medianzahnes, nichts weiter als reine Cuticularbildungen seien und zu den Mundteilen der Insektenimago in keinerlei Beziehungen stehen.

Wenn wir uns ein richtiges Bild der Beschaffenheit der einzelnen Teile des Cephalopharyngealapparates entwerfen wollen, müssen wir dieselben auch vor allem an Querschnitten der Larven beobachten und dabei die drei Häutungsstadien auseinander halten, die bei *Calliphora* an der Verschiedenheit der Hinterstigmen am Abdominalende leicht unterschieden werden können.

Die Larven von *Calliphora erythrocephala Meig.* und von *Calliphora vomitoria L.* verhalten sich bezüglich jener Organe, welche im nachfolgenden besprochen werden sollen, völlig gleich; wenn ich einen einzelnen Schnitt (Fig. 24) nicht von der ersten, sondern von der letztgenannten Art abbilde, hat dies seinen Grund darin, daß die betreffende Schnittserie besser erhalten war und sich speziell zur zeichnerischen Darstellung besser eignete als die bezüglichen Schnitte von *Calliphora erythrocephala Meig.* Insbesondere Lostrennungen der Cuticula von der Hypodermis waren in vielen Schnittserien zu beobachten, die zwar das Studium meist nicht nennenswert behinderten, aber für die Darstellung im Bilde nicht erwünscht sind.

Drittes Larvenstadium.

Wegen der bedeutenden Größe sind die Larven des 3. Stadiums am leichtesten zu untersuchen und zeigen ein klares Bild ihres komplizierten Baues. Wir wollen daher in unserer Beschreibung mit dem dritten Larvenstadium beginnen und dann erst anschließend die beiden vorausgehenden Stadien untersuchen. Da sich des weiteren verpuppungsreife Larven wegen der Mächtigkeit der Chitinbildungen schwerer schneiden und untersuchen lassen, legen wir der Untersuchung des dritten Stadiums zunächst jüngere Larven dieses Häutungsstadiums zugrunde, welche die zweite Häutung noch nicht allzulange vollendet haben.

Der vordere Abschnitt des Kopfatriums, welchen ich bei *Eristalis* als blasenförmig beschrieben habe, zeigt bei den *Schizophora* überhaupt und im besonderen bei *Calliphora* nicht diese Gestalt, sondern stellt eine Höhle dar, die ventral weit offen steht und sich dadurch deutlich als larvale Mundhöhle charakterisiert, in welche eine weite larvale Mundöffnung führt.

Bei Betrachtung der Larve von der Ventralseite sehen wir die Mundöffnung hinten von einem lippenförmigen Gebilde begrenzt, welches Lowne (18, pag. 43) als „Labium" bezeichnet hatte. Wir werden es die larvale Unterlippe nennen (Fig. 1, *ul*). Die seitliche Begrenzung des Mundes aber bilden die von Lowne (18, pag. 40) als „Stomal disc" bezeichneten Wülste, welche durch fächerartig ausstrahlende Chitinriefen (Speichelrinnen) ihr charakteristisches Aussehen erhalten, die in Querschnitten eine Zähnelung der Cuticula vortäuschen (Fig. 1, 6 und 8—10, *cr*). Zwischen ihnen ragt aus der Mundhöhle ein mächtiges Gebilde hervor, das nach Art eines umgekehrten Y aus drei Schenkeln besteht, einem vorderen unpaaren Schenkel, welcher ein dunkel pigmentiertes nagelförmiges Chitinstück *(ns)* einschließt, und zwei hinteren divergierenden paarigen Schenkeln, die durchwegs hell gefärbt sind. Wir wollen das ganze Gebilde als Dorsalwulst *(dw)* bezeichnen und daran den vorderen unpaaren Abschnitt und zwei paarige Schenkeln unterscheiden. Der Dorsalwulst *(dw)* ist in Totopräparaten sowohl in der Ventralansicht (Fig. 1) wie in der Seitenansicht (Fig. 3) erkennbar und von den paarigen Mundhaken *(mh)* gut zu unterscheiden. Seine paarigen Schenkeln ragen weit ventralwärts vor.

Der Dorsalwulst teilt die ganze Mundhöhle in drei gesonderte, aber kommunizierende Räume, paarige vordere Seitendivertikel, die Mundhakentaschen, aus welchen die Spitzen der paarigen Mundhaken vorragen, und welche sich nach hinten in Gestalt zweier enger Spalten als seitliche Mundrinnen (Fig. 6, 8, 9, *smr*) fortsetzen, und die in den dritten Teil der Mundhöhle einmünden, welcher die Mundhöhle im engeren Sinne des Wortes *(ml)* darstellt und vorne und seitlich von den paarigen hinteren Schenkeln des Dorsalwulstes begrenzt wird.

Über die Beschaffenheit des Dorsalwulstes kann man sich nur an Schnittpräparaten genauer orientieren. Verfolgt man die Querschnittserie vom Vorderende des Tieres nach rückwärts, so findet man in den Schnitten, welche die beiden Mundhakentaschen treffen, bereits auch den Dorsalwulst, und zwar dessen vorderen, anscheinend unpaaren Teil (Fig. 4 und 5) angeschnitten.

Wie an dem blasenförmigen Teil des Kopfatriums von *Eristalis* erkannt werden kann, ragt bei deren Larve die dorsale Naht, in welcher die beiden halbkugeligen Hälften jenes Organes aneinander stoßen, weit in das Lumen der Mundhöhle vor; vor allem ist es die cuticulare Auskleidung, welche dies zeigt (33 *a*, pag. 44, Taf. V, Fig. 11); aber auch die Zellmatrix, welche die daselbst ziemlich gehäuften Kerne aufweist, springt an dieser Dorsalnaht gegen die Ventralseite vor. Im Prinzipe gleiche Verhältnisse finden wir bei *Calliphora*, indem auch hier die zahlreichen Zellen der Dorsalwand der Mundhöhle sich ventralwärts bedeutend verlängern (Fig. 4 und 5); besonders aber ist es wieder die Cuticula, welche sich gegen die Ventralseite in Gestalt eines im Querschnitte zapfenartigen Gebildes verdickt, das wir als „Dorsalwulst" bereits kennen gelernt haben *(dw)*. Am Vorderende des letzteren ist bereits eine seichte mediane Rinne kenntlich, die an Querschnitten leicht sichtbar ist (Fig. 5 und 6), sich erst nach hinten mehr und mehr vertieft (Fig. 7) und dann auch erweitert (Fig. 8), wobei der Dorsalwulst in zwei Hälften zerfällt, deren freie Ränder gegen einander eingerollt erscheinen, wodurch die beiden Schenkeln des Dorsalwulstes im Querschnitte ein zangenartiges Aussehen bekommen (Fig. 8, *dw*). Im allgemeinen ist die Cuticula des Dorsalwulstes hell gefärbt; nur in seiner vorderen Hälfte liegt unter der medianen Rinne dunkel pigmentiertes Chitin. Dieses dunkle Chitinstück besitzt in toto bei *Calliphora* annähernd die Form eines Nagels, dessen verbreiterter Kopf nach hinten gerichtet ist (Fig. 1, *ns*); es ist ein unpaares Gebilde, welches von den hell gefärbten Chitinteilen des Dorsalwulstes scharf gesondert ist. Das hintere Ende dieses nagelförmigen Chitinstückes liegt oberflächlich und erscheint durch die bereits erwähnte ventrale Rinne des Dorsalwulstes gefurcht, daher im Querschnitte in Gestalt eines umgekehrten V (Fig. 6, *ns*); nach vorne zu aber senkt sich das nagelförmige Chitinstück mehr unter die Oberfläche, wird erst im Querschnitt rundlich, dann gegen sein Vorderende zu oval (Fig. 4, *n*) und dabei allmählich gänzlich durch die hell gefärbten Chitinteile des Dorsalwulstes eingeschlossen. Diese letzteren zeigen durch die ventrale Rinne, durch eine von dieser sich in die Tiefe senkende Naht und das in diese Naht eingelagerte dunkle nagelförmige Chitinstück eine Andeutung von zwei symmetrischen Hälften bereits in diesem vorderen Teile des Dorsalwulstes (Fig. 4 und 5), welcher paarige Charakter im hinteren zweischenkeligen Teile offensichtlich zum Ausdrucke kommt. Hinter dem Hinterende des Nagelstückes wird die ventrale Furche des Dorsalwulstes zu einem tiefen Spalt

(Fig. 7), der sich dann erst in den ventralen oberflächlichen Teilen verbreitert und so im Querschnitt verkehrt herzförmig mit relativ lang ausgezogener dorsaler Spitze erscheint (Fig. 8, *ml*), bis endlich auch der Grund der Spalte sich dehnt, abrundet und späterhin verflacht (Fig. 9), wodurch er zum dorsalen Dache dieses Teiles der larvalen Mundhöhle wird, an deren seitliche Begrenzung die beiden Schenkeln des Dorsalwulstes *(dw)* beteiligt sind.

Die chitinöse Cuticula des Dorsalwulstes besitzt eine bedeutende Mächtigkeit, wie an den Querschnitten leicht ersichtlich ist. Die Matrixzellen des Organes *(dwz)* gehören der Dorsalwand des Atriums an und reichen im vorderen Teile des Wulstes als medianer Pfropfen mit ihren protoplasmatischen Fortsätzen bis an das Nagelstück heran, auch dieses dorsal noch etwas umgreifend (Fig. 4 und 5). An diesem Zellpfropfen sind insbesondere auch die seitlichen Zellen der Dorsalwand des Atriums in hervorragendem Grade beteiligt. Am hinteren Ende des Nagelstückes dienen die mittelsten Zellen durch Ausbildung sehniger Fibrillen als Anheftungsstelle für ein Muskelpaar (Fig. 6, *m*), welches zur Dorsalwand des Körpers verläuft; die seitlichen Zellgruppen aber verlängern sich gegen die Ventralseite und ragen in die linke und rechte Hälfte des Dorsalwulstes, dessen Spaltung in die zwei hinteren Schenkeln hier beginnt (Fig. 6 und 7). Ebenso treten auch in diese hinteren paarigen Schenkeln von der Dorsalwand des Atriums die Zellfortsätze ein (Fig. 8, *dwz*); sie bilden jederseits einen Plasmastrang, der auf der Innenseite und am ventralen Ende von den dicken Chitinschichten der Dorsalwulstschenkeln bekleidet ist, während ihrer Außenseite im hinteren Teile des Dorsalwulstes die daselbst gelegenen Stützplatten (Fig. 8, *bp*) der Mundhaken anliegen. Auf diese Verhältnisse komme ich gelegentlich der Besprechung der paarigen Mundhaken zurück. Die seitlichen Mundrinnen *(smr)*, welche die paarigen Dorsalwulstschenkeln von der äußeren Körperwand abtrennen, sind seichter als die Mundhakentaschen und als die Mundhöhle im engeren Sinne, weshalb in Querschnitten (Fig. 8) die Außenseiten der Schenkeln kürzer sind als deren Innenseiten, welche bis auf den Grund des larvalen Mundhöhlendaches reichen.

Wir müssen im Auge behalten, daß der Dorsalwulst sich als eine Faltenbildung der Dorsalwand der Mundhöhle bildet. Die plasmatischen Fortsätze der Matrixzellen sind sehr lange und ermöglichen hierdurch und durch die Ausbildung einer sehr dicken Cuticula, daß der Dorsalwulst sich so weit gegen die Ventralseite vor-

wölbt. Selbst in den hinteren Schnitten durch das Ende der Dorsalwulstschenkeln, wo diese in Querschnitten scheinbar der Seitenwand der Mundhöhle (im engeren Sinne) als chitinöse Erhebungen aufsitzen, sind sie nicht ein Umbildungsprodukt der Matrixzellen der Seitenwandung, sondern die Schnitte, wie Fig. 9, rechte Seite, treffen nur mehr die hintere Cuticularbekleidung des Dorsalwulstes *(dw)*, der sich hier rasch verflacht und auf der linken Seite desselben Schnittes nur mehr eine spärliche Andeutung in Gestalt eines kleinen Chitinzipfels *(dw)* erkennen läßt. Als Matrixzellen dieses hinteren Cuticularrandes der Dorsalwulstschenkeln aber fungieren Zellen, die in Schnitten durch weiter vorne gelegene Teile des Dorsalwulstes gelegen sind, aus der Dorsalwand des Atriums entspringen und innerhalb der Stützplatten (Fig. 8, *bp*) der paarigen Mundhaken liegen. Mit jenen Hypodermiszellen, welche in Schnitten wie Fig. 9 den cuticularen Anschnitten des Dorsalwulstendes benachbart, aber durch die dunkle Chitinschicht der Stützplatten der Mundhaken getrennt sind, stehen die Dorsalwulstschenkeln nicht in genetischem Zusammenhang.

In Totopräparaten sehen wir (Fig. 1) in der Tiefe unter der Oberfläche des Dorsalwulstes unmittelbar hinter dem nagelförmigen Chitinstück eine Kontur beginnen, die sich teilt, nach den beiden Seiten verläuft und gegen die beiden Hinterenden der zwei Dorsalwulstschenkeln verstreicht. Sie stellt uns die seitliche Kontur der Mundhöhle (im engeren Sinne) dar. Bei noch tieferer Einstellung des Mikroskopes aber sieht man eine weitere ähnlich verlaufende Kontur, die in Fig. 1 nicht eingezeichnet ist und in dem freien Raume zwischen den beiden hinteren Schenkeln des Dorsalwulstes vorne in der Mitte beginnt, dann nach den beiden Seiten ausbiegt und ebenfalls gegen die hinteren Enden der Dorsalwulstschenkeln verläuft; sie ist als die Randkontur des flach ausgebreiteten Teiles des dorsalen Daches der Mundhöhle (im engeren Sinne) zu betrachten. Der zwischen den hinteren Schenkeln des Dorsalwulstes gelegene Teil der Mundhöhle *(ml)* wird ventral zum Teil durch die larvale Unterlippe überdeckt. Die beiden Mundhakentaschen sind vorne beiderseits blindsackartig ausgebuchtet und dem Vorderrande ihres Einganges hängen kleine Hautzipfeln (Fig. 1, *z*) an, welche diese Ausbuchtungen überdecken. Diese Hautzipfeln sind in ihrer Basis bereits in Fig. 4 getroffen, in Fig. 5 ist auf der linken Seite ebenfalls ein Stück dieser Zipfel angeschnitten. Je nach dem Kontraktionszustande des Tieres erscheinen sie mehr oder weniger deutlich und bilden in Querschnitten meist scheinbar häkchen-

förmige Anhänge, bald der Außenwand der Mundhakentaschen, wie in Fig. 5 links, bald des Dorsalwulstes selbst, je nachdem der innere oder äußere Begrenzungswinkel dieser Zipfel stärker einspringt, wodurch in Querschnitten die Verbindung mit dem Dorsalwulste, bzw. dem seitlichen Mundrande unterbrochen erscheint. Diese Deutung geht aus der Betrachtung von Schnitten wie Fig. 4 klar hervor.

Die ventrale Furche des vorderen Abschnittes des Dorsalwulstes setzt sich nach vorne fort, wie bei Flächenansicht von Totopräparaten erkennbar ist, und teilt sich in zwei symmetrische, bogenförmig nach außen biegende Furchen (Fig. 1, *vur*), die rückläufig werden und schließlich in die Winkeln münden, welche den erwähnten vorderen Mundwinkelzipfeln *(z)* außen anliegen, bzw. von diesen Zipfeln und den seitlichen Außenrändern der Mundhakentaschen gebildet werden. Diese Furchen können als der Vorderrand des Dorsalwulstes und auch der Mundöffnung betrachtet werden.

Das Vorhandensein des Dorsalwulstes bei Larven des dritten Stadiums von cyclorhaphen Dipteren hat sich bisher der Kenntnis fast vollständig entzogen. Holmgren hat zwar bei einer „Muscalarve“ (13. pag. 349) das nagelförmige Chitinstück und davon ausgehend zwei rückwärts und seitlich verlaufende Konturen abgebildet, die eventuell als der innere Rand der paarigen hinteren Schenkeln des Dorsalwulstes gedeutet werden könnten. Auch Lowne hat offenbar Teile des Dorsalwulstes gesehen und als Praestomalsklerit der ausgewachsenen Larve bezeichnet (siehe hierüber im nachfolgenden Abschnitte über das erste Larvenstadium von *Calliphora*), ohne daß er zu einem richtigen Verständnis dieser Bildung gekommen wäre, während Holmgren desselben im Texte überhaupt nicht Erwähnung macht. Vielleicht hat auch Laboulbène (16, pag. 234/235) bei *Tachina villica* etwas von einem Dorsalwulste gesehen, da er sagt: „Il m'a semblé que chaque mandibule était distincte, adossée seulement à sa congénère et attachée contre elle par un ligament très fort et très serré.“

Durch die Entwicklung des Dorsalwulstes werden von der ursprünglich einheitlichen Mundhöhle paarige spezielle Mundhakentaschen abgetrennt. Schon Künckel d' Herculais spricht bei *Gymnosoma rotundatum L.* von zwei länglichen Spaltöffnungen, aus denen die Mundhaken hervortreten könnten, und an deren Basis sich der Mund befände (15 *b*, pag. 355). Sonst aber werden die Mundhaken als in der Mundhöhle schlechtweg gelegen beschrieben.

Das Vorderende der paarigen Mundhaken von *Calliphora* ist nach der Ventralseite etwas gekrümmt; es sind nicht solide Chitinzapfen, sondern sie bestehen, wie Querschnitte lehren (Fig. 4 und 5), aus einem mächtigen Chitinmantel, dessen Innenraum die protoplasmatischen Fortsätze der weiter hinten den Mundhaken seitlich angelagerten Matrixzellen (Fig. 6 und 8, *mhz*) ausfüllen. Nur der vordere Teil der Mundhaken liegt an Querschnitten frei in den Mundhakentaschen, aus welchen die Mundhaken hervorgeschoben werden können; wir sehen daher die Mundhaken in Fig. 4 und 5 im Querschnitte durch eine besondere Cuticularschichte von den Hypodermiszellen des vorderen Teiles der Mundhakentaschen getrennt, mit welchen sie auch keinen genetischen Zusammenhang haben. Weiter hinten aber wird der cuticulare Mantel der Mundhaken zur Cuticula der Mundhakentaschen selbst; in der Region der Matrixzellen der Mundhaken ist das Lumen der Mundhakentaschen (Fig. 6, *smr*) bereits sehr seicht und spaltförmig geworden, und unter demselben liegen die Hinterenden der Mundhaken *(mh)*, die im Querschnitt bogenförmig gekrümmt erscheinen und an ihrer konkaven Seite die Plasmafortsätze der Matrixzellen eintreten lassen, welche durch ihre Mächtigkeit und den Besitz ansehnlicher Kerne sich vor den übrigen Zellen des Kopfatriums auszeichnen *(mhz)*. Es sind also relativ nur wenige, aber große Zellen, welche als Matrix der in die Taschen vorragenden Mundhaken fungieren. Der inneren (medianen) Fläche der Mundhaken ist an der besprochenen Stelle die Plasmaschichte der Zellfortsätze *(dwz)* angelagert, welche in den Dorsalwulst eintreten. Nach hinten geht der Chitinmantel der Mundhaken kontinuierlich in chitinöse Stützplatten *(bp)* über, die insbesondere gegen die Dorsalseite an Ausdehnung gewinnen (Fig. 8) und dorsal auch verdickt sind. Diese dorsale Verlängerung erscheint in der Lateralansicht von Totopräparaten in der bekannten Form des dorsalen Hornfortsatzes oder Zahnes des Hinterrandes der Mundhaken. Erst in den nachfolgenden Abschnitten erscheinen die Stützplatten auch ventral verlängert und hier gleichfalls am Hinterrande bedeutend verdickt (Fig. 9, links); im allgemeinen zeigen die Stützplatten der Mundhaken eine seitlich komprimierte Gestalt und sind anfänglich noch durch die hinteren paarigen Schenkeln des Dorsalwulstes überdeckt (Fig. 8), treten aber allmählich am Hinterende des Dorsalwulstes mehr an die Oberfläche der Seitenwand der Mundhöhle (Fig. 9, links). Bei *Calliphora* sind Mundhaken und Stützplatten jederseits zu einem einheitlichen chitinösen Apparate vereinigt, so daß man eine scharfe Grenze zwischen beiden Teilen

nicht ziehen kann. Es scheint aber, daß bei anderen Gattungen eine deutliche Trennung beider vorkommt. z. B. bei *Anthomyia spreta Meig. [= radicum L.]* (siehe 27 *b*, pag. 8). Die Stützplatten stehen endlich in Verbindung mit den seitlichen Teilen des H-förmigen Chitingerüstes des Halsteiles (*hst*, Fig. 3); auf die stets deutliche Abgrenzung beider Chitingebilde voneinander komme ich späterhin noch zu sprechen. Die Stützplatten der Mundhaken weisen eine auch im Totopräparate als scharf begrenzter heller Kreis (Fig. 2) erkennbare Durchbohrung auf, die in Querschnitten fast horizontal verläuft und etwa die Mitte des in Fig. 8 abgebildeten Teiles der Stützplatten einnimmt, aber um die Dicke weniger Schnitte weiter hinten gelegen ist. In dieser Durchbruchsstelle des Chitins liegt ein heller, etwa linsenförmiger Körper, welcher einen ungemein stark lichtbrechenden Binnenkörper einschließt. Da an die Hypodermis dieser Stelle der Mundhöhle ein Nerv herantritt, wird man kaum fehlgehen, in dieser Bildung ein Sinnesorgan zu erkennen.

Der seitlich von den Stützplatten der Mundhaken begrenzte hintere Abschnitt der larvalen Mundhöhle (Fig. 9, *ml*) wird ventral von der larvalen Unterlippe *(ul)* überdeckt. Diese erscheint im Totopräparat von der Ventralfläche gesehen als großer Lappen, der vorne verschmälert und abgerundet ist (Fig 1 *ul*). Im Querschnitte hat sie fast die Gestalt einer Eichel (Fig. 10), deren verjüngtes Ende der Ventralseite zugewendet ist; sie hat eine relativ ansehnliche dorsoventrale Dicke und besitzt ein geräumiges Lumen, welches mit der Leibeshöhle kommuniziert. Muskeln sind in der larvalen Unterlippe nicht vorhanden. Ihre ventrale Außenfläche ist von hellem Chitin bekleidet; ihre Dorsalseite geht in die ventrale Wand des Halsteiles des Kopfatriums über und ist zum Teil mit einem dunklen Chitinstück, dem Unterlippenstück *(ulst)*, bedeckt, welches breiter als lang ist und dessen Seitenteile sich auch auf die Seitenflächen der Unterlippe umschlagen (Fig. 9, und in seinen Seitenteilen auch noch getroffen in Fig. 10). Im Totopräparate sieht dieses Lippenstück (Fig. 2) wie eine quere Verbindungsspange der Stützplatten der paarigen Mundhaken aus.

Die Verwachsungsstelle zwischen der larvalen Unterlippe und den Seitenrändern des Mundes erfährt eine Komplikation dadurch, daß letztere jederseits einen chitinösen Wulst (Fig. 10, *hw*) bilden, der durch eine Rinne *(hr)* von der ventralen Körperwand *(V)* getrennt ist, welche Rinne nach hinten allmählich verflacht und verstreicht. Die Wülste in den beiden hinteren Mundwinkeln täuschen in Totopräparaten (Fig. 1, *hw*) leicht seitliche Zipfeln der Unterlippe

vor, und in der Tat hat Lowne (18, pag. 43) die letztere als dreilappig bezeichnet. Querschnitte aber lehren, daß die Seitenflächen der larvalen Unterlippe innerhalb der genannten beiden Wülste liegen (Fig. 10). In den Querschnittserien erscheinen diese Wülste faltenförmig (Fig. 10. *hw*) und liegen ziemlich genau in der Fortsetzungslinie der hinteren Ausläufer der beiden Dorsalwulstschenkeln. Es lag daher der Gedanke nahe, daß diese hinteren Mundwinkelwülste eine Fortsetzung des Dorsalwulstes darstellten. Dies ist aber unzutreffend; denn wie wir gesehen haben, werden die Schenkeln des letzteren in Querschnitten wie Fig. 9 bereits sehr schmal und klein und entbehren daselbst der zugehörigen Matrixzellschicht, die weiter vorne als eine Verlängerung der Zellen der Dorsalwand des Kopfatriums, bzw. der Mundhöhle zu suchen ist. Die hinteren Mundwinkelwülste aber erheben sich ziemlich unmittelbar hinter den Hinterenden der beiden Schenkeln des Dorsalwulstes zu ansehnlicher Höhe (Fig. 10. *hw*), sind viel breiter als die hinteren Anschnitte des Dorsalwulstes und ihre zugehörigen Matrixzellen finden wir erst in den nachfolgenden Schnitten (Fig. 11, *hwz*), als Teile der Hypodermis der ventralen Körperdecke. Die Rinnen, welche die hinteren Mundwinkelwülste seitlich begrenzen, münden vorne in die Mundhöhle und verstreichen nach hinten flach und rasch; in die hinteren Mundwinkelrinnen münden die sogenannten Speichelrinnen der Mundscheiben ein. Den Boden der hinteren Mundwinkelrinnen bildet jederseits ein dunkel pigmentiertes, an seiner Oberfläche gefurchtes Chitinstück, welches (Fig. 1 und 2) an Totopräparaten beilförmige Gestalt zeigt. Diese hinteren Mundwinkelstücke *(mwc)* sind auch in der Ventralansicht (Fig. 2) deutlich als mit den Stützplatten der paarigen Mundhaken verbunden zu erkennen und erscheinen in Querschnitten sowie in Totopräparaten bei Lateralansicht (Fig. 3) als ventrale Fortsätze des Hinterrandes dieser Stützplatten; das Verbindungsstück zwischen den Stützplatten der Mundhaken und den hinteren Mundwinkelstücken liegt in der Verwachsungszone der Seitenflächen der larvalen Unterlippe mit der Seitenwand der Mundhöhle.

Die hinteren Mundwinkelstücke dienen jederseits als Anheftungspunkt für die Sehnen eines Muskels (vgl. hierüber weiter unten), welchen Hewitt (12, pag. 517, 523) als „mandibular depressor muscle“ bei *Musca domestica L.* beschrieben hat, wie Hewitt auch die Mundwinkelstücke („dentate sclerite“) erwähnt hat. Lowne (18. pag. 45) erwähnt letztere ebenfalls als zu Seiten des Halsstückes gelegen und als Ansatzstellen der Retractormuskeln des Labium;

daß sie aber zu den Stützplatten der paarigen Mundhaken in viel näherer Beziehung stehen wie zum H-Stücke des Halsteiles, ist ihm entgangen. Weismann, welcher seine Untersuchungen ausschließlich am lebenden Objekte und an Zupfpräparaten ausführen konnte, von denen erstere für diese Untersuchung zu wenig durchsichtig sind, hat als Verbindungsstück zwischen den Mundhaken und dem H-Stück ein Chitinstückchen beschrieben (35 *b*, pag. 195. Taf. XXI, Fig. 4, *ar*), welches zum Teil jedenfalls als hinteres Mundwinkelstück zu betrachten ist, während es zum anderen Teil auf die Stützplatten der Mundhaken oder deren hintere Teile zurückzuführen sein mag. Vogler hat anscheinend bei *Homalomyia scalaris Fabr.* (32 *b*, pag. 275) und vielleicht auch bei *Teichomyza fusca Macq.* (32 *a*, pag. 33) hintere Mundwinkelstücke gesehen und gezeichnet, aber in der Beschreibung nicht erwähnt.

Durch den ventralen Abschluß der Mundöffnung zufolge Verwachsung der larvalen Unterlippe mit dem Mundseitenrande findet der vorderste Abschnitt des Kopfatriums, die Mundhöhle, ihren Abschluß und geht in den zweiten Teil, den Halsteil, über; dieser enthält von dunkel chitinisierten Teilen ein großes, etwa H-förmig gestaltetes Halsstück. An der Übergangsstelle der Mundhöhle in den Halsteil ist die Ventralwand des Lumens des Kopfatriums mit zwei kleinen Chitinplättchen (Fig. 10 und 11, *vh*) belegt, die mit ihrem Vorderrande auf die Basis der larvalen Unterlippe überzugreifen scheinen. Sie sind median mit einander durch eine heller gefärbte Chitinpartie verbunden (Fig. 10). Aus diesem Grunde sieht man auch in Totopräparaten bei Betrachtung von der Ventralseite zwischen den erwähnten zwei Chitinplättchen durch auf die Dorsalwand des Halsabschnittes, die an dieser Stelle durch eine dunkler chitinisierte, quer verlaufende Halsspange (Epipharynx nach Holmgren u. a.) bedeckt ist (Fig. 2, bei *vh*), während nach Lowne (18 *b*, pag. 43) bei *Calliphora* ein „Epipharynx" fehlen soll. Die ersterwähnten ventralen Chitinplättchen stehen nur in ihrem vorderen Teile weiter voneinander ab, nach hinten zu sind ihre medianen Ränder einander sehr genähert, wie sowohl in Fig. 2 am Totopräparat als auch in den Querschnitten Fig. 10 und 11 erkennbar ist; sie bilden gemeinsam mit ihrer heller gefärbten mittleren chitinösen Verbindung eine ventrale Halsspange, weshalb wir sie als „vordere ventrale Halsspangenstücke" *(vh)* bezeichnen wollen, zum Unterschiede von der erwähnten „dorsalen Halsspange" (Fig. 10, *dh*) und von der „hinteren ventralen Halsspange (Fig. 2, 3 und 12, *hh*), welche eine mittlere Verbindung zwischen den seit-

lichen Teilen des großen H-förmigen Halsstückes *(hst)* und mit diesen ein einheitliches festes Skelettstück darstellt. Die vordere ventrale Halsspange und die dorsale Halsspange bilden mit einander einen dorsoventral abgeplatteten Ring (Fig. 10), der aber seitlich unterbrochen ist, wodurch ihm eine gewisse Erweiterungsfähigkeit für den Durchtritt von Nahrungskörpern gewährleistet ist, welchem Zwecke auch der Umstand dienlich ist, daß der ventrale Spangenteil dieses Ringes in der Mitte aus hellem, biegsamen Chitin gebildet wird. Nach Holmgren würden (13, pag. 350. 353, 355) die vorderen ventralen Halsspangenstücke vielleicht als Mentum zu deuten sein (vgl. Kap. V dieser Arbeit).

Das H-förmige Halsstück reicht nach vorne bis an die Stützplatten der paarigen Mundhaken heran. In Totopräparaten sieht man die Grenze beider in einer der dorsoventralen Richtung genäherten Linie verlaufen (Fig. 3). Immerhin aber reichen die Stützplatten der Mundhaken ventral etwas weiter nach rückwärts als dorsal und umgekehrt ragen die beiden Seitenstücke des H-förmigen Halsstückes dorsal weiter nach vorne als ventral. In bestimmten Querschnitten sieht man daher beide Chitinstücke über einander angeschnitten, und zwar ventral noch die Stützplatten der Mundhaken, dorsal aber bereits die Seitenteile des Halsstückes (Fig. 10, *bp* und *hst*). Im vorderen Abschnitte des Halsstückes liegt das Lumen des Halsteiles in der Hauptsache ventral von den Seitenteilen des Halsstückes, welche an der Einmündung des Frontalsackes gelegen sind; dort aber, wo dieselben durch die hintere ventrale Halsspange verbunden sind, greift das dunkle Chitinskelett um die Ventralseite des Lumens des Halsteiles herum, wie dies in Fig. 12 zu erkennen ist; weiter hinten bilden die seitlichen Teile des H-Stückes die seitliche Begrenzung des Lumens und gehen endlich in den ventralen Teil der Cephalopharyngealplatten über. Das Lumen des Halsteiles ist durchwegs eng und in der Region der hinteren ventralen Halsspange auf ein Minimum eingeschränkt, stellt also nicht eine ziemlich weite Röhre dar, wie Holmgren sagte (13, pag. 349); erst am Hinterende des Halsteiles erweitert sich das Lumen allmählich, um in das Lumen des Pharynx überzugehen. Lowne (18, pag. 44) hat das Halsstück inklusive dessen mittlerer Verbindung als „hypostomal sclerite" bezeichnet und damit als ventral vom Lumen des Darmrohres gelegen charakterisiert. Andrerseits hat er als einzige quere Verbindung der beiden seitlichen Teile dieses Gebildes auf pag. 45, Fig. 9, 3 eine dorsale Brücke der Seitenteile eingezeichnet. Da von allen Verbindungsstücken im Halsteile die

hintere ventrale Halsspange weitaus am kräftigsten entwickelt ist, allein in fester Verbindung mit den Seitenteilen steht und kaum übersehen werden kann, muß ich annehmen, daß Lowne zwar diese hintere ventrale Halsspange gesehen hat, sie aber in der bezeichneten Abbildung irrtümlich als dorsale Verbindungsbrücke einzeichnete.

Hinter der hinteren ventralen Halsspange mündet in das Lumen des Halsabschnittes von der Ventralseite her der unpaare Ausführungsgang der Speicheldrüsen (Fig. 3 und 13, *sd*). Dorsal von dem H-förmigen Halsstück *(hst)* erkennt man in den Totopräparaten in der Seitenansicht jederseits zwei dünne Chitinspangen (Fig. 3, *sp*), deren hintere, etwas stärkere aus dem Vorderrande des Pharynxskelettes (Cephalopharyngealplatten) entspringt und vorne weiter vom H-förmigen Halsstück als hinten absteht, während das zweite schwächere, bisher bei *Calliphora* nicht beobachtete Spangenpaar hinter dem Vorderende des Halsstückes an diesem inseriert und nach hinten weiter davon absteht. Diese beiden Paare „Frontalsackspangen" sind auch in Querschnitten erkennbar (Fig. 11 und 12).

Lowne (18, p. 44) hat das hintere der beiden Frontalsackspangenpaare unter dem Namen „Parastomalskleriten" beschrieben, Hewitt bei *Musca domestica L.* (12, p. 524) gleichfalls nur dieses Paar erwähnt, ebenso auch Holmgren (13, p. 349).

Ob die von de Meijere bei *Conops rufipes F.* gefundenen „Parastomalskleriten" tatsächlich mit diesen Frontalsackspangen homolog sind, geht aus seiner Darstellung nicht mit genügender Sicherheit hervor (19 *d*, p. 164/166). Zwei Frontalsackspangen hat Vogler (32 *a*, p. 33) bei *Tichomyza* abgebildet, welche aber ebenfalls nicht mit Bestimmtheit mit den Frontalsackspangen von *Calliphora* identifiziert werden können. Banks (3, Taf. VII, Fig. 128) fand bei *Protocalliphora* zwei solche Spangen, von denen aber augenscheinlich nur eine homolog einer Frontalsackspange unseres Untersuchungsobjektes ist, während die andere (mehr dorsal gelegene) aus dem dorsalen Vorderrande der Cephalopharyngealplatten entspringt, etwa aus jener Stelle, wo die beiden Cephalopharyngealplatten in ihre dorsale Verbindungsbrücke überzugehen pflegen. Eine ähnlich dorsal gelagerte Chitinspange, die jedenfalls auch im Frontalsack gelegen sein muß, fand Trägårdh bei *Ephydra* (27 *a*, Taf. 2, Fig. 5).

In der Fig. 11 sehen wir ventral zwischen Körperdecke und der Ventralwand des Halsstückes sich einige Zellgruppen *(ms)* aus der Verwachsungszone *(vwz)* der Unterlippe mit der Mundhöhlenwandung abtrennen; speziell auf der linken Seite sind zwei solche Zellgruppen deutlich erkennbar. Auf den folgenden Schnitten war auch auf der

rechten Seite ein analoges Bild zu beobachten und außerdem noch zwei kleinere symmetrische Zellgruppen unmittelbar unter der Ventralwand des Halslumens. Speziell die beiden größeren Paare dieser 6 Zellgruppen zeigen auf manchen Schnitten eine äußere ringförmige zellige Hülle um einen scharf gesonderten helleren Kern, welcher grob punktiert oder faserig erscheint (Fig. 11, *ms*). Bei Verfolgung dieser Gebilde in der Schnittserie kann man sich davon überzeugen, daß je drei dieser 6 Zellgruppen bald jederseits zu einem Komplex verschmelzen und in Muskeln (Fig. 13 *m*) übergehen. Die Fibrillen im Innern dieser Zellgruppen (und speziell der beiden größeren Gruppenpaare) strahlen einerseits gegen die Cuticula der Hypodermis aus, andrerseits aber gehen sie in der Tiefe dieser Hypodermisaussackungen in den kernhaltigen Zelleib über, als dessen Differenzierungsprodukt sie zu betrachten sind. In den mehr oberflächlichen Teilen dieser kleinen Zellsäckchen ist das Plasma der mittleren Zellen anscheinend zur Gänze in Fibrillen verwandelt, die tieferen Teile dieser Zellen enthalten größere Mengen undifferenzierten Zellplasmas. Diese sehnig differenzierten Zellen sind unter der Einwirkung des Muskelzuges langgestreckt, der Querschnitt durch ihren oberflächlichen fibrillenreichen Teil bildet den erwähnten helleren Kern, um welchen die Nachbarzellen zu einer ringförmigen Hülle sich formen. An der Basis der ersteren Epithelzellen ist der Muskel angeheftet. Es handelt sich demnach um Bildungen von wahrscheinlich chitinartigen, starken Sehnenfibrillen in den Hypodermiszellen, welche letztere im Schnitte bald mehr punktiert, bald mehr faserig erscheinen, je nach der Richtung des Schnittes zum Verlaufe der Fibrillen.

Die Fibrillen dienen zur Befestigung der Muskeln an den cuticularen Bildungen der Körperdecke oder des Kopfatriums. Wegen ihrer chitinartigen Beschaffenheit erscheinen sie im Schnitte hell und stärker lichtbrechend. Wir begegnen derartigen fibrillären Muskelansätzen, die durch Differenzierungen der Hypodermis vermittelt werden, noch öfters. Meist allerdings sind die Hypodermiszellen, welche die Insertion der Muskeln vermitteln, nicht zu Zellsäckchen ausgebildet, wie im vorliegenden Falle. Eine Befestigung der Muskelenden an der Cuticula durch chitinöse Differenzierungen der Hypodermiszellen wurde bereits öfter bei den Insekten beobachtet, von Grobben bei *Argulus* neuerdings beschrieben (8, pag. 14, 15). Vor kurzem hat sich auch Andries (2, pag. 347—350) wieder für eine derartige Muskelinsertion bei den Larven von *Microdon* ausgesprochen, daß nämlich die Fibrillen, welche die Insertion der Muskeln

besorgen, nicht eine Unterbrechung der hypodermalen Zellschichte bedeuten, sondern als Differenzierungsprodukt der Hypodermiszellen selbst aufzufassen seien, wie dies schon andere Autoren früher angenommen haben, während z. B. Hecht (11, pag. 379/380) und Pantel (24, pag. 98) annahmen, daß die Muskelenden die Hypodermisschicht durchbrächen. Hierzu wurden diese Autoren wohl durch den Umstand verleitet, daß die durch Ausbildung von Fibrillen modifizierten Hypodermiszellen ein geändertes färberisches Verhalten aufweisen, welche Erscheinung aber in den Differenzierungen des Plasmas eine genügende Erklärung findet. Die Abbildung bei Hecht macht mir zudem den Eindruck, als ob bei der Konservierung die einzelnen Hypodermiszellen sich teilweise voneinander getrennt hätten, wodurch natürlich um so mehr ein Bild hervorgerufen wird, als ob die Muskelenden die Hypodermis unterbrächen. Ähnliche Trennungen der Hypodermiszellen voneinander habe auch ich wiederholt in meinen Präparaten beobachten können.

In dem oben erwähnten speziellen Falle einer Insertion von Muskeln handelt es sich um ein Muskelpaar, das an der Ventralseite des Pharynx weit nach rückwärts verläuft; vorne aber ist jeder der beiden Muskeln an drei Gruppen sehnig differenzierter Epithelzellen angeheftet, die ihm eine dreifache Insertion vermitteln, einesteils an der Cuticula der ventralen Körperwandung knapp an der Basis der larvalen Unterlippe, anderenteils an der Verwachsungszone zwischen der Seitenwand der Unterlippe und der seitlichen Wand der hinteren Mundwinkelwülste, und endlich (durch eine schwächere „Sehne") auch an der Cuticula der Ventralwand des Halsabschnittes des Kopfatriums, und zwar speziell an den zwei Chitinplättchen der „vorderen ventralen Halsspange". Die in Fig. 11 erkennbare Epithelverdickung in der Nachbarschaft dieser Chitinplättchen stellt bereits den Beginn des Epithelsäckchens dar, dessen fibrilläre Plasmadifferenzierungen die sehnige Verbindung des eben beschriebenen Muskels mit der Cuticula des Kopfatriums darstellen. Speziell in den beiden anderen Epithelsäckchenpaaren zeigen die Fibrillen mächtige Entwicklung und bilden ein sehnenartiges Fibrillenbündel in der Mitte der Epitheleinsenkung.

Der Frontalsack ist im Prinzipe bei *Calliphora* gleich gebaut wie bei *Eristalis*. In Fig. 9 ist zwar sein Anfangsteil bereits zu sehen, doch waren dieser und die Nachbarschnitte in Hinblick auf die Beziehungen des Frontalsackes zum Kopfatrium äußerst undeutlich. Eine bessere Vorstellung bieten uns die nachfolgenden Schnitte sowie die Textfiguren *B* und *C*, welche sich allerdings nicht auf

das 3. Larvenstadium von *Calliphora erythrocephala*, sondern auf das erste Larvenstadium beziehen, das sich aber morphologisch gleich verhält. Auch vom 3. Larvenstadium der *Call. erythrocephala* besitze ich andere Schnittserien, welche die einschlägigen Verhältnisse deutlich zeigen.

Der Anfang des Frontalsackes markiert sich als dorsale Erweiterung des Lumens des Kopfatriums. Meist erscheint in den Querschnitten dieselbe aber durch einen flächenhaften Anschnitt von Cuticularsubstanz ausgefüllt. Nach hinten aber tritt in diesem Anschnitte der Cuticula eine zentral gelegene Zellinsel auf, die in den nachfolgenden Schnitten ein sich immer mehr ausdehnendes Lumen in Innern aufweist. Seitlich und dorsal vom letzteren finden wir zwei Epithelschichten nebeneinander gelagert, die mit ihren Oberflächen einander zugekehrt sind, und es erfüllt den ganzen Zwischenraum derselben eine cuticulare Abscheidung der zwei Epithelien, die nach hinten an Dicke zunimmt und die Cephalopharyngealplatten bildet. Letztere stehen nach vorne mit den seitlichen Teilen des H-förmigen Halsstückes in inniger Verbindung, welche bereits zum Teile in dem Frontalsack gelegen sind (Fig. 11 und 12). Nach hinten aber setzen sich die Cephalopharyngealplatten in Form zweier Paare von Gräten fort. Mit dem letzteren Namen bezeichne ich ausschließlich diejenigen Chitinplatten, welche im Frontalsack einerseits und im Pharynx andrerseits gelegen sind und im Querschnitt nicht mehr miteinander verbunden erscheinen, wogegen ich für deren gemeinsames Stammstück den Namen Cephalopharyngealplatten gewählt habe. Seitlich gliedert sich vom Frontalsack jederseits nahe dem Ursprunge desselben aus dem Kopfatrium ein Epithelsäckchen ab (Fig. 11 und 12 *ms*), das einem Muskel als sehnige Anheftungsstelle dient in ähnlicher Weise, wie wir dies bereits in einem früheren Falle eingehender erörtert haben. Die sehnigen Fibrillenbildungen sind hier von auffälliger Mächtigkeit; auch andere Muskelansätze finden wir in der unmittelbaren Nähe (Fig. 11 *m*).

Der Frontalsack stellt also eine wenigstens im proximalen Teile unpaare Aussackung der Dorsalwand des Kopfatriums dar, die mit dem Halsteile des Kopfatriums und weiterhin auch mit dem Pharynx durch eine längere Strecke seitlich bogenförmig verbunden bleibt. Es geht hierbei die äußere oder dorsale Wand des Frontalsackes in die seitliche und ventrale Epithelbekleidung des Pharynx über, die innere oder ventrale Epithelschichte des Frontalsackes aber biegt um in die Dorsalwand des Pharynx. Durch die innere Hypodermisschichte des Frontalsackes und die Dorsalwand des

Pharynx wird an Querschnitten einer bestimmten Region ein Hohlraum abgegrenzt, der nach hinten mit der Leibeshöhle kommuniziert, und dem die epitheliale Zellschicht ihre basale Fläche zukehrt, während deren Oberfläche dem spaltförmigen Lumen des Frontalsackes zugewandt ist; wir nennen ihn den suprapharyngealen Raum (Fig. 10, 11, 15. 16 und 17 *spr*). Die Cephalopharyngealplatten und die ihnen dorsal anhängenden Chitingräten des Frontalsackes sind das Abscheidungsprodukt der beiden ihnen anliegenden äußeren und inneren Epithelschichten und lassen in vielen Schnitten auch eine deutliche Sonderung in zwei festere Chitinplatten erkennen, die (Fig. 15 *cp*) miteinander durch heller gefärbtes Chitin verschweißt sind, oder setzen sich aus einer hellen und einer dunklen Chitinschichte zusammen (z. B. Fig. 16 *fg*). Die Fläche, in welcher die beiden Chitinplatten sich berühren, entspricht dem Lumen des Frontalsackes, das durch Verschmelzung der beiden Chitinplatten zum Verschwinden gebracht wurde.

Die Cephalopharyngealplatten reichen im vorderen Teile des Pharynx (Fig. 15) von dessen ventralen Seitenkanten bis in die Dorsalseite des Frontalsackes. An einer bestimmten Stelle der vorderen Region des Frontalsackes erscheinen die beiden Cephalopharyngealplatten dorsal durch eine stärkere dunkle Chitinbrücke verbunden (Fig. 10, *df*); die dorsale Verbindung der Cephalopharyngealplatten erstreckt sich aber nicht sehr weit nach hinten und in Fig. 11 sehen wir daher zwar die mediane Verbindung der Hypodermis im Schnitte getroffen, aber eine cuticulare Abscheidung ist in diesem dorsalen Verbindungsteile nicht mehr erkennbar.

Die mächtige dorsoventrale Ausdehnung der Cephalopharyngealplatten erfährt nach hinten zu eine Unterbrechung, indem sich der ventrale Pharynx vom dorsalen Frontalsack vollständig ablöst, wobei sich die beiden Cephalopharyngealplatten in Form von zwei Paaren Chitingräten nach hinten fortsetzen, deren ventrales Paar die Seitenwandung des Pharynx darstellen, während die dorsalen Gräten im Frontalsack liegen (Fig. 16 *pg* und *fg*). Auch hierin liegt eine vollständige Übereinstimmung im Bau mit der Larve von *Eristalis*, die einen prinzipiell gleich beschaffenen Frontalsack besitzt (siehe auch bei De Meijere, 19 *b*, pag. 116); doch sind bei letzterer Art die dorsalen Gräten nur kurz, weshalb ich sie seinerzeit (33 *a*, pag. 45) als flügelartige Anhänge bezeichnet hatte, und der Frontalsack enthält bei *Eristalis* in dem überwiegenden Teile seines Verlaufes keine stärkeren Chitinabscheidungen, während bei *Calliphora* der Frontalsack bis weit nach rückwärts paarige dunkle

Chitinabscheidungen, die dorsalen Gräten, enthält. Die laterale Unterbrechung zwischen dem Pharynx und Frontalsack verschwindet in einer bestimmten Region (Fig. 17), indem die dorsal verlängerten oberen Kanten des Pharynx und die unteren Seitenränder des Frontalsackes aneinander treten und deren Hypodermis hier miteinander verwächst *(fp)*. Auch im Totopräparate ist diese Region an der dorsalen Verbreiterung der unteren Chitingräten (Fig. 3, bei *fp*) erkennbar, die an dieser Stelle viel weiter nach der Dorsalseite sich ausdehnen. Zu einer Vereinigung des Chitinskelettes beider Teile, also der dorsalen und ventralen Chitingräten, kommt es aber an dieser Stelle nicht, diese sind nur im vorderen Abschnitte des Pharynx zu einem einheitlichen Stücke beiderseits als Cephalopharyngealplatte vereint. Der Frontalsack nimmt nach hinten ständig an Breite ab und läßt bis weit nach hinten lateral die eingelagerten Chitingräten erkennen, die meist den Innenraum zwischen der dorsalen (äußeren) Wand und der ventralen (inneren) Wand völlig ausfüllen. Die dorsalen Gräten werden nach hinten verschmälert, sind am mächtigsten an ihrer ventralen Kante ausgebildet und gehen dorsal in helleres Chitin über. Überhaupt ist anscheinend das dunkle Chitin der dorsalen Gräten ausschließlich ein Umbildungsprodukt der inneren (ventralen) Wand des Frontalsackes, während die äußere dorsale Hypodermisschicht desselben nur helles Chitin bildet (Fig. 15—17). Bloß an den hinteren Enden der dorsalen Gräten liegt das dunkle Chitin allseits zwischen helles Chitin eingebettet (Fig. 18, 19, *fg*) und es weist der Frontalsack in diesem Abschnitte seitlich paarige, kleine, chitinfreie Lumina auf. Die hinterste Spitze der dorsalen Gräten ist nicht mehr pigmentiert, der Frontalsack selbst geht endlich in die Imaginalscheiben der Augen und der Antennen über, welche keine deutliche Chitinabscheidung aufweisen und einem freien Lumen anliegen. In die Imaginalanlage der Augen tritt ein Nerv ein, der aus dem oberen Schlundganglion entspringt (siehe VIALLANES, 30, pag. 276 ff.).

Auf die sonstigen anatomischen Verhältnisse des Frontalsackes, insbesondere auf die Beschaffenheit seiner dorsalen Wand komme ich in einem späteren Kapitel noch eingehender zurück.

Das Lumen des Halsteiles geht in das Lumen des Pharynx über. Die Seitenwand des letzteren wird vorne von den ventralen Teilen der Cephalopharyngealplatten, nach hinten aber von den ventralen Chitingräten und der zugehörigen Matrixzellschichte gebildet.

Die ventralen Chitingräten zeigen sich nach hinten zu verbreitert, wie wir bereits erwähnt haben. Sie sind an ihren dorsalen Kanten am stärksten entwickelt (Fig. 17), ventralwärts gehen sie in das helle Chitin der Ventralseite des Pharynx über. In der Lateralansicht von Totopräparaten, insbesondere von Kalilaugepräparaten erscheinen die ventralen Gräten in eine an der dorsalen Kante derselben verlaufende stärkere Rippe und eine um weniges heller gefärbte ventrale Platte geteilt, deren Hinterrand wieder stärker chitinisiert ist und so deutlich den Übergang in die dorsale Randrippe zeigt (Fig. 3). Zwischen den bezeichneten zwei Teilen der ventralen Gräte findet sich eine längliche Insel helleren Chitins. Diese auch bei Larven des zweiten Stadiums vorhandene und daselbst noch auffälligere Erscheinung unterliegt im übrigen Schwankungen, die helle Chitininsel ist bald mehr, bald weniger deutlich zu erkennen. Eine ähnliche, nur viel stärkere Spaltung des einen Chitingrätenpaares in zwei durch Färbung differenzierte Partien scheint die Larve von *Platycephala planifrons (F.)* aufzuweisen, von der Wandolleк (34, pag. 26) beschreibt, daß die Cephalopharyngealplatten in „dreispitzige Chitingräten" auslaufen. Ob die Spaltung bei *Platycephala planifrons* ebenfalls an der ventralen Gräte, also im Pharynx, oder aber an der dorsalen Gräte im Frontalsack statthat, worauf Wandolleks Fig. 3, Tafel 1 raten ließe, kann ich nicht sicher feststellen, jedenfalls stehen zwei Chitingrätenpaare jener Art in näherer Beziehung zueinander und stellen eigentlich nur durch helles Chitin getrennte Teile eines einzigen Grätenpaares dar. Auch bei *Rhagoletis cerasi L.* kommen nach Mik (22, pag. 285) ähnliche Spaltungen der beiden Chitingräten vor, Alessandrini (1, pag. 373, Fig. 27) zeichnet bei *Piophila casei L.* sowohl an den dorsalen wie an den ventralen Gräten sogar je vier lange Chitinspitzen, und Illingworth (40. Fig. 31) bildet an den Cephalopharyngealgräten von *Rhagoletis pomonella* zahlreiche Spaltungen in Einzelgräten ab, anscheinend aber nur an den ventralen Gräten, also im Pharynx.

An der Übergangsstelle des Halsteiles in den Pharynx (Fig. 13) bildet sich an der Ventralseite des Lumens eine Furche *(vf)*, die vorne gegen das Lumen des Halsteiles offen steht, in dem abgebildeten Querschnitte (Fig. 13) aber bereits durch eine Chitinlamelle vom eigentlichen Pharynxlumen abgetrennt erscheint. Die ventrale Wand dieser Furche setzt sich im Pharynx fort und trägt dort mehrere Längsrippen, die aus leistenartigen Erhebungen bestehen, welche sich an ihrem freien Rande in zwei Lamellen spalten, so

daß die einzelnen Rippen im Querschnitte eine Y- bis T-förmige Gestalt vorweisen, mit längerem unpaaren Schenkel (Säulen nach Holmgren. 13, pag. 354). Auch *Eristalis* besitzt Längsrippen, doch ist bei diesen nur der Säulenteil eine wirkliche Längsleiste, dem zwei divergierende Reihen von Borsten aufsitzen. De Meijere (19 *b*, pag. 94) hielt auch diese Borsten der *Eristalis*-Larve für leistenartige Bildungen, welcher Deutung ich widersprechen muß. Nach hinten werden bei *Calliphora* die Längsleisten allmählich dicker und verlieren allmählich auch ihre im Querschnitt Y-förmige Spaltung an den freien Rändern. Die physiologische Bedeutung der Längsrippen ist noch nicht sichergestellt. Becker (4, pag. 301) glaubte feststellen zu können, daß die aus dem Lumen des Halsteiles in den Pharynx übertretenden Nahrungskörper erst den ventralen, durch Rippen geteilten Abschnitt des Pharynx passieren müßten; in diesen würden sie durch die am Vorderende aufragenden Längsrippen geleitet, welche hier miteinander und mit der seitlichen Wandung des Pharynx verschmolzen seien. Dadurch würden alle größeren Nahrungsbestandteile solange von den Rippen festgehalten, bis sie durch den Speichel genügend ausgelaugt wären; nur schon verflüssigte Nahrung könne in die engen Spalten zwischen den einzelnen Längsrippen eintreten und in den Darmkanal gelangen.

Eine Verschmelzung der Längsrippen konnte auch ich bei *Calliphora* am Vorderende des Pharynx konstatieren; und zwar verbinden sich ihre freien seitlichen Ränder miteinander, also jene Teile, welche im Querschnitte als paarige obere Schenkeln des Y-förmigen Durchschnittes der Rippen erscheinen, während die unpaaren Rippenschenkeln (Säulen) nach vorne zu aufhören (Fig. 14 *lr*), wodurch ebensolche Bilder im Querschnitte zustande kommen, wie wir in Fig. 13 vor uns sehen, wo die ventrale Furche *(vf)* des Pharynx vom eigentlichen Pharynxlumen *(ph)* durch eine Chitinlamelle abgetrennt ist; nach vorne zu aber steht die ventrale Pharynxfurche mit dem Lumen des Halsteiles in Verbindung. In das Lumen des Pharynx führen also zwei Wege, der eine direkt aus dem Lumen des Halsteiles geraden Weges in das Hauptlumen des Pharynx, der andere aber aus dem Halsteil durch eine engere Spalte in die ventrale Furche des Halsteilhinterendes, die sich als ventrale, durch Längsrippen geteilte Furche des Pharynx direkt fortsetzt. Auf letzterem Wege können sicherlich nur verflüssigte Substanzen in den Darmtraktus gelangen. Der gerade Weg aber in das (dorsale) Hauptlumen des Pharynx erschien mir auch in Längs-

schnitten von *Calliphora* durch die Rippenbildungen keineswegs gesperrt, wie dies Becker (4) auf dem von ihm in Fig. 24 abgebildeten Längsschnitte einer *Musca*-Larve darstellte, wo die Rippe scheinbar die Verbindung mit der Ventralseite aufgibt und frei ins Lumen ragt, wodurch sie das dorsale Hauptlumen des Pharynx gegen das Lumen des Halsteiles mehr oder minder abschließt. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß in dem Präparate Beckers entweder durch einen besonderen Kontraktionszustand des Tieres dieser Verschluß herbeigeführt wurde, oder vielleicht die Chitinrippe bei der Konservierung des Tieres oder beim Schneiden des Objektes sich in solcher Weise dem Lumen des Halsteiles vorgelagert habe. Wir müssen also in Betracht ziehen, daß der normale Eingang in den Pharynx als gerader Weg dorsal über den Längsrippen führt, daß aber vielleicht durch bestimmte Kontraktionen, welche die Dorsalwand des Pharynx nach unten pressen, dieser gerade Weg zeitweilig versperrt werden kann, wodurch dann festen Nahrungsbestandteilen der Eintritt unmöglich würde und nur flüssige Substanzen in die Längsrippenfurche des Pharynx einzutreten vermöchten. Es muß überdies darauf hingewiesen werden, daß die Engheit des Lumens des Halsteiles überhaupt allzugroßen festen Nahrungspartikelchen ein Hindernis entgegensetzt. Nach Guyenot (9) würden die Fliegenlarven *(Lucilia)* überhaupt nur verflüssigte Nahrung aufnehmen. Die Form des Pharynx ist zum Teile durch die beiden ventralen Gräten bestimmt, die den Seitenflächen des Pharynx eine mehr oder minder geschwungene Form geben. Der Durchschnitt des Pharynx erscheint an dessen Vorderende fast halbmondförmig (Fig. 13—15), weiter rückwärts wird als Folge ansitzender Muskeln die dorsale Wand des Pharynx in der Mitte emporgezogen (Fig. 16), gegen das Ende wird der Querschnitt wieder mehr halbmondförmig (Fig. 17, 18).

Zwischen Pharynx und Frontalsack finden wir im suprapharyngealen Leibesraume eine größere Zahl von Muskeln, die an den Chitinteilen des Pharynx und des Frontalsackes durch fibrilläre Bildungen der Hypodermiszellen angeheftet sind und zum Teil in den abgebildeten Querschnitten Fig. 11 bis 18 angeschnitten sind; besonders auffällig sind am Hinterende des Pharynx Muskeln, die in doppelter Lage übereinander quer über dem Pharynx liegen und dessen obere Seitenränder verbinden (Fig. 18, *m*). Eine große Zahl von Muskeln verläuft in dorsoventraler Richtung von der Unterseite des Frontelsackes zur Dorsalwand des Pharynx (vgl. Fig. 11, 15, 16, 17). Bei *Eristalis* sehen wir diese Muskeln eine etwas andere

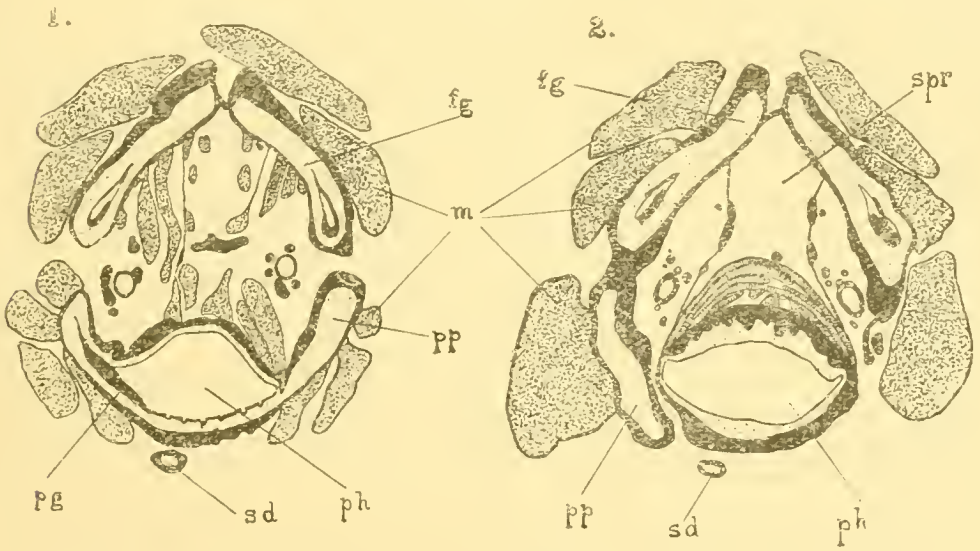
Richtung einschlagen, sie laufen von vorne und dorsal nach hinten und ventral (33*a*, Taf. 5, Fig. 8); dieser verschiedene Verlauf ist durch den Umstand bedingt, daß bei *Eristalis* die dorsalen Chitingräten des Frontalsackes nur kurze flügelartige Anhänge sind und daher die Muskeln ihren dorsalen Insertionspunkt an dem vordersten Teile des Frontalsackes suchen müssen, da sie im hinteren Teile desselben keinen genügend festen Angriffspunkt finden würden. Bei *Calliphora* liegen die Verhältnisse in dieser Beziehung anders, da die dorsalen Gräten sich weit nach rückwärts etwa bis an das hintere Ende des Pharynx ausdehnen und die Muskeln daher auch noch im hinteren Teile des Frontalsackes einen entsprechenden Angriffspunkt finden. Die dorsoventral verlaufenden Pharynxmuskeln werden von Ästen eines Nerven (Fig. 17, *n*) versorgt, der in den Schnittpräparaten durch seine Größe auffällt und in der Medianlinie des suprapharyngealen Raumes verläuft. Es ist dies jener Nerv, der aus dem hinteren (ventral vom Herzen gelegenen) Abschnitte des Weismannschen Ringes entspringt, dorsal über dem Oesophagus durch den Schlundring tritt und auch an den Oesophagus einen kleinen Ast abgibt. Die ventralen Gräten im engeren Sinne, also soweit sie pigmentiert sind, sind kürzer als die dorsalen und reichen nicht an das Hinterende des Pharynx heran, sondern gehen in helles Chitin über, wie dies in Fig. 18 zu erkennen ist.

Der Pharynx geht endlich in den Oesophagus (Fig. 20, *oe*) über, von dem sich noch der Saugmagen abschnürt. Die Stelle, wo Saugmagen (*sm*) und Oesophagus miteinander verbunden sind, ist in Fig. 21 dargestellt.

Die vorstehende Schilderung bezieht sich durchwegs auf jüngere Larven des 3. Stadiums. Diesen gegenüber weisen ältere, verpuppungsreife Larven von *Calliphora* einige kleine Unterschiede in der Beschaffenheit des Chitinskelettes auf, welches während der 3. Larvenperiode allmählich an Stärke und auch an Größe zunimmt. Insbesondere die beiden Cephalopharyngealplatten mit den beiden Grätenpaaren haben die Tendenz einer zunehmenden Verstärkung, und zwar wird eine äußere helle Chitinschicht insbesondere an den dorsalen Teilen der Cephalopharyngealplatten wie auch in geringerem Grade an den dorsalen Gräten gebildet. Viel auffälliger aber ist die Verstärkung, welche die Cuticula der seitlichen Pharynxwand erfährt, indem an dieser die oberen Kanten (etwa der Region von Fig. 16 entsprechend) zu Chitinleisten umgewandelt werden, die in Querschnitten nur an ihrer Basis mit der Cuticula des Pharynx verbunden sind und von dieser Stelle aus seitlich und dorsal vorragen

(Textfig. *A* 1. *pp*). Diese „parapharyngealen Platten" sind in den hintersten Querschnitten mit der Cuticularbildung des eigentlichen Pharynx gar nicht mehr direkt verbunden (Textfig. *A*. 2. *pp*). Sie liegen im Bereiche jener Region, wo die Pharynxhypodermis neuerdings mit jener des Frontalsackes verwachsen ist; und zwar sind die Hypodermis der parapharyngealen Platten und des Frontalsackes direkt miteinander verbunden (Textfig. *A*, 2. linke Seite), während das Pharynxepithel im engeren Sinne nur indirekt vermittelst der Hypodermis der parapharyngealen Platten mit dem Frontalsack verwachsen ist. Ebenso besteht im Pharynx die Verdickung aus-

Figur *A*.



Querschnitte durch den Pharynx einer verpuppungsreifen Larve von *Calliphora erythrocephala Mg.*
1. Region der Lostrennung des Frontalsackes vom Pharynx; 2. Region der Wiedervereinigung beider. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Vergr. 70fach.

schließlich aus hellem Chitin, die eigentlichen ventralen Chitingräten im engeren Sinne, die ja aus dunklem Chitin bestehen, bilden auch in diesen ältesten Larvenstadien die Cuticularbekleidung im Pharynx selbst (Textfig. *A*, 1, *pg*) und ragen an ihrem Hinterende nur mit der dorsalen Kante in den basalen Anfangsteil der parapharyngealen Platten hinein.

Als weitere Eigentümlichkeit der verpuppungsreifen Larven wäre noch zu erwähnen, daß im Dorsalwulst fast alle Plasmafortsätze, welche vorne als unpaarer Zapfen (vgl. Fig. 4, 5 *dwz*), weiter hinten als paarige Stränge (Fig. 6. 7, 8 *dwz*) in den Dorsalwulst ziehen, verschwunden sind, indem sie sich in Chitinsubstanz umgewandelt haben, so daß der Dorsalwulst in seiner Gänze nur

mehr eine Cuticularbildung darstellt, über welche die Hypodermis im Bogen hinwegstreicht, ohne Fortsätze in den Dorsalwulst zu entsenden. Auch der Chitinmantel der paarigen Mundhaken hat eine weitere Verstärkung erfahren. Die mächtigere Ausbildung der Chitinteile bei den verpuppungsreifen Larven kommt auch im Bau der sehnenartigen Hypodermisbildungen zum Ausdrucke, welche die Anheftung der Muskeln an den Cuticularbildungen besorgen.

Werfen wir nunmehr einen Blick auf die Eigentümlichkeiten des Cephalopharyngealskelettes, so müssen wir als erstes Moment im Auge behalten, daß das ganze Epithel des Kopfatriums (Mundhöhle und Halsteil), des Frontalsackes und des Pharynx mit einer einheitlichen Cuticula bekleidet ist, und daß alle beschriebenen speziellen Skelettbestandteile nur Verstärkungen dieser kontinuierlichen Cuticula sind. Alle Skeletteile liegen als Cuticularabscheidungen dem Epithel der genannten Organe an, und nur die paarigen Mundhaken und der Dorsalwulst scheinen auf den ersten Blick hievon insoferne eine Ausnahme zu machen, als sie sich ansehnlich über die Fläche der übrigen Cuticula erheben. Der Dorsalwulst stellt eine Wucherung der Hypodermis dar, die von chitinöser Cuticula überkleidet ist, wie alle Teile des Kopfatriums, und läßt in den Querschnitten wenigstens der jüngeren Larven auch diese Zusammensetzung aus Matrixzellen und Cuticula erkennen; nur in Schnitten, welche seinen äußersten Hinterrand treffen (Fig. 9), ist die Matrixschichte nicht mehr angeschnitten. Die paarigen Mundhaken des 3. Larvenstadiums aber sind prinzipiell von der gleichen Beschaffenheit und zeigen eine Besonderheit nur insoferne, als ihre Matrixzellen einen plasmatischen Zapfen bilden, der sich über die Fläche der benachbarten Hypodermiszellen erhebt und in die Mundtasche vorragt, weshalb auch die cuticulare Umkleidung dieses Zellzapfens eine Hervorragung in die Mundhakentaschen bildet und deshalb hakenartig erscheint. Es sei überdies noch darauf hingewiesen, daß sowohl der Dorsalwulst als auch die paarigen Mundhaken eines Lumens entbehren. Die Ähnlichkeit der paarigen Mundhaken mit echten Mandibeln ist daher nur äußerlich. Dorsalwulst und Mundhaken können nur im Zusammenhange mit dem ganzen Kopfatrium bewegt werden und nur soweit, als die Biegsamkeit und Elastizität der weichen verbindenden Cuticularteile dies gestatten. Die Mundhaken können nur durch Körperkontraktionen nach vorne und ventral vorgeschoben und wieder zurückgezogen werden, eine Bewegungsfähigkeit gegeneinander mangelt ihnen ebenso wie selbständige Bewegung unabhängig vom Kopfatrium; die Mund-

haken entbehren auch eigener Muskulatur, wogegen am Dorsalwulst ein Muskelpaar angeheftet ist.

Zweites Larvenstadium.

Das Cephalopharyngealskelett des 2. Häutungsstadiums der Larve von *Calliphora* weist große Ähnlichkeit mit dem 3. Stadium auf. Bei Betrachtung von Totopräparaten (Fig. 23) erkennen wir wieder paarige Mundhaken *(mh)*, mit welchen die hinteren Mundwinkelstücke *(mw)* eng verbunden sind; wir sehen zwischen den Stützplatten der paarigen Mundhaken das Unterlippenstück *(ulst)*, welches die Dorsalseite der larvalen Unterlippe zum Teile bedeckt, ferner das H-förmige Halsstück, bestehend aus den beiden seitlichen Teilen *(hst)* und ihrer ventralen mittleren Verbindung *(hh)*, der „hinteren ventralen Halsspange", vor dieser die beiden „vorderen ventralen Halsspangenstücke" *(vh)* und die „dorsale Halsspange", dorsal aber vom H-förmigen Halsstücke die 2 Paare längsverlaufender Frontalsackspangen *(sp)*, von denen das mehr dorsal gelegene hintere Paar sehr kräftig ist und deutlich am Vorderrande der chitinösen Cephalopharyngealplatten inseriert, endlich die beiden Cephalopharyngealplatten, welche sich nach hinten in die dorsalen und ventralen Gräten verlängern und vorne dorsal durch eine Brücke verbunden sind. Auch die Ventralseite des Pharynx zeigt am Beginne der Längsrippen *(lr)* eine etwas kräftigere Chitinbildung.

Als markantester Unterschied zwischen den Larven des zweiten und dritten Stadiums aber muß der Umstand bezeichnet werden, daß erstere keinen Dorsalwulst und kein nagelförmiges Chitinstück besitzen. Die paarigen Mundhaken liegen nebeneinander, ohne daß an Totopräparaten ein dazwischen liegender Wulst erkennbar wäre. Dadurch erscheint auch die Mundöffnung im Vergleiche zu jener der Larven des dritten Stadiums vereinfacht, indem die beiden Mundhaken in den seitlichen Teilen einer einheitlichen Mundhöhle und nicht in gesonderten Abschnitten der Mundhöhle, speziellen Mundhakentaschen, gelegen sind. Diese Verhältnisse finden in den Querschnitten ihre Bestätigung.

Die Mundhöhle erscheint in den vordersten Schnitten als unpaarer Raum (Fig. 24, *ml*), in dessen seitlichen Teilen die Querschnitte durch die ventralwärts gekrümmten Vorderenden der paarigen Mundhaken *(mh)* gelegen sind. Die dorsale Medianlinie zeigt nur eine kleine cuticulare Erhöhung, die in den Mundraum vorragt, am Epithel ist an vielen Schnittserien von einer Vorwulstung gegen die Ventralseite in der Medianlinie nichts zu bemerken.

Durch die kleine mediane Cuticularfalte aber erscheint die Bildung des Dorsalwulstes (oder vielleicht des nagelförmigen Chitinstückes) des 3. Häutungsstadiums präformiert. Die Mundhaken selbst liegen fast in ihrer ganzen Ausdehnung in der Flucht der Cuticularschichte der Mundhöhle, nur ihr vorderstes Ende ist frei vorragend und kann durch geeignete Kontraktionen des Körpervorderendes auch ventralwärts vorgeschoben werden. Die Mundhaken sind fast solide. Ihrer Basis sind wiederum seitlich die an ihrer Größe leicht kenntlichen Matrixzellen angelagert. Nach hinten verlängern sich die Mundhaken gleichfalls in Stützplatten, welche die Seitenwand der Mundhöhle bilden und im Querschnitte sich in dorsoventraler Richtung in die Länge strecken.

Eine weitere Besonderheit des zweiten Larvenstadiums ist die relativ mächtige Entwicklung der larvalen Unterlippe, die sich weit nach vorne erstreckt. An den hinteren Mundwinkeln bildet das Körperintegument ebensolche „hintere Mundwinkelwülste", die durch die „hinteren Mundwinkelrinnen" von der übrigen Körperdecke getrennt sind, wie wir dies beim dritten Larvenstadium kennen gelernt haben. Der Umstand, daß solche hintere Mundwinkelwülste auch bereits im zweiten Larvenstadium sich vorfinden, ist mir Gewähr dafür, daß tatsächlich diese Wülste nicht als hintere Fortsetzungen des Dorsalwulstes aufgefaßt werden dürfen, sondern davon getrennte, selbständige Bildungen darstellen, wie ich dies oben schon erläutert habe, da ja dem zweiten Larvenstadium ein Dorsalwulst fehlt. Die hinteren Mundwinkelstücke der Larven des zweiten Stadiums sind an ihrer im Grunde der hinteren Mundwinkelrinnen gelegenen freien Fläche sehr tief gefurcht.

Nach Lowne (18, pag. 44) soll das H-förmig gestaltete Halsstück nicht vor der zweiten Häutung der Larve zu finden sein. Ich habe es im zweiten Larvenstadium gefunden und es gleicht dem Halsstücke des dritten Larvenstadiums, während es im ersten Stadium zwar auch bereits vorhanden ist, aber eine etwas andere Gestalt aufweist. Im übrigen weist das Cephalopharyngealskelett und die Morphologie des Kopfatriums, des Frontalsackes und des Pharynx gegenüber dem dritten Häutungsstadium keinerlei prinzipelle Verschiedenheiten auf. Die beiden Paare Chitingräten des Pharynx und Frontalsackes sind vielleicht etwas kürzer als im dritten Larvenstadium.

Außer solchen Individuen findet man aber auch andere, welche sich zur Häutung vorbereiten und bei welchen infolgedessen die Ähnlichkeit mit dem dritten Larvenstadium noch größer ist, weil

sich erstens ein Dorsalwulst (Fig. 25, *dwz*) im Epithel vorgebildet hat, indem sich die Zellen der dorsalen Atriumwand ventralwärts vorgeschoben haben und einen vorne unpaaren, nach hinten aber zweigeteilten paarigen Zapfen bilden, ganz wie der Dorsalwulst der fertigen Larve des dritten Stadiums sich verhält, und weil zweitens die Matrixzellen der paarigen Mundhaken *(mhz)* ebenfalls eine bedeutende Verlängerung ihres Plasmaleibes aufweisen und mit diesen verlängerten Zelleibern jederseits einen ventral und nach vorne vorragenden Zapfen bilden, welcher frei in einer Tasche liegt, die von der Seitenwand der Mundhöhle einesteils und von den Außenflächen des Dorsalwulstes andrerseits gebildet wird, so daß also die beiden Mundhakentaschen des dritten Larvenstadiums hiemit angelegt erscheinen. Die Cuticula aber verhält sich noch entsprechend dem zweiten Larvenstadium und streicht über die erwähnten Hypodermisbildungen flach hinweg, indem sie sich von ihrer Matrixschichte abgehoben hat. Die chitinösen Mundhaken des zweiten Larvenstadiums waren erst in Schnitten zu finden, die hinter dem abgebildeten Schnitte (Fig. 25) gelegen waren. An den ventralen Enden der Neubildungen, insbesondere der neuangelegten Mundhaken erkennen wir bereits die Umwandlung des Plasmas der Hypodermiszellen in Chitinsubstanz, in eine zunächst nur hell gefärbte Cuticula (Fig. 25).

Auch an einer anderen Stelle des Cephalopharyngealskelettes sehen wir die Neubildung der Cuticula in derselben Schnittserie recht prägnant, nämlich an der ventralen Wand des Pharynx. Diese trägt im dritten Larvenstadium sieben freie Längsrippen (und zwei Randrippen); im zweiten Stadium aber sind nur fünf freie Längsrippen (und zwei Randrippen) vorhanden. In Fig. 26 sehen wir die Cuticula mit den fünf Längsrippen des zweiten Larvenstadiums vom Epithel losgelöst, welches verdickt erscheint und an seiner freien Fläche sieben längsverlaufende Wülste zeigt, die im hinteren Abschnitte des Pharynx sich in Struktur und tinktoriellem Verhalten wie das Protoplasma der Epithelzellen verhalten. Durch Umwandlung dieser sieben plasmatischen Längswülste in Chitinsubstanz werden die sieben freien Längsrippen der Cuticula gebildet. Die Zellkerne der Matrix sind in diesem Stadium durch auffällige Größe gekennzeichnet, die verdickte Hypodermis nimmt zunächst selbst die Form der zu bildenden Cuticula an und es wandelt sich dann die Oberfläche des Protoplasmas in Chitin um. Diese Umwandlung ist an den vorderen Teilen der Längsrippen in der Schnittserie, welche den Fig. 25 und 26 zugrunde liegt,

schon weiter vorgeschritten, indem die Querschnitte der neuen Rippen nicht mehr plasmatische Struktur aufweisen, sondern homogener und stärker lichtbrechend erscheinen, immerhin aber für Hämatoxylinfärbung noch empfänglich sind, wenn auch nicht mehr so stark wie das Zellplasma, während die fertig ausgebildeten Chitinteile in den Schnittpräparaten sich nicht mit dem erwähnten Kernfarbstoffe färben.

Sind in der besprochenen Schnittserie die Vorbereitungen für die Häutung der Larve erst als plasmatische Umgestaltungen erkennbar, so finden wir andrerseits auch Individuen, bei welchen die Neubildung der Cuticula mehr oder minder vollendet ist und das Tier in einer doppelten Cuticulahülle steckt, also unmittelbar vor der Abstreifung der Larvenhaut des zweiten Stadiums sich befindet.

Erstes Larvenstadium.

Das erste Larvenstadium ist gegenüber den beiden folgenden Entwicklungsstufen der Larven durch den Besitz eines „einfachen Hakens" oder „Medianzahnes" ausgezeichnet, wie dies schon Leuckart und Weismann (17. pag. 61, und 35*a*. pag. 183) hervorgehoben haben. Leuckart hat die Mundöffnung richtig als eine dreieckige Grube bezeichnet und wird selbe von der relativ großen larvalen Unterlippe zum Teile überdeckt. Die paarigen Mundhaken finden wir im ersten Larvenstadium noch nicht in der charakteristischen Weise ausgebildet, wie dies im zweiten und insbesondere im dritten Stadium zutrifft, indem an den vorderen Seitenwänden der Mundhöhle zwar stärker chitinisierte Teile zu erkennen sind, die aber nicht zwei größere Haken mit vorragender Spitze bilden, sondern mehr flache, solide Cuticularplatten (Fig. 27 und 28, *mh*) darstellen, so daß man zwischen eigentlichen Mundhaken und Stützplatten derselben nicht unterscheiden kann. An Querschnitten zeigen die Mundhaken einen nach der Ventralseite gewandten spitzen Zahn, der sich durch eine größere Zahl von Querschnitten verfolgen läßt und also eine scharfkantige Längsleiste darstellt (Textfig. *B*, 2 und 3, *mh*). Eine besondere Eigentümlichkeit der paarigen Mundhaken des ersten Larvenstadiums aber ist der Besitz einer Reihe spitzer Zähnchen am Vorderrande des Gebildes (Textfig. *B*, 1. *mh*). Ventral von den Mundhaken verlaufen in der Cuticula der Mundhöhlenwand die zwei Paare von Speichelrinnen (Pseudotracheen, Fig. 28, *cr*), welche für das erste Larvenstadium charakteristisch sind. Sie entspringen aus den hinteren Winkeln der Mundhöhle, wo die larvale

Unterlippe mit der Körperwand verwächst, und es erscheint das Chitin an dieser Stelle schwach gebräunt. Diese auch in Totopräpräparaten erkennbaren gebräunten Cuticularteile an der Wurzel der Speichelrinnen wurden bereits von LEUCKART (17, pag. 61) als Chitinplatten beschrieben, von denen zwei bogenförmige Chitinfäden (id est: Speichelrinnen) nach außen verlaufen. Diese Chitinplättchen sind von den Mundwinkelstücken der Larven des zweiten und dritten Stadiums zu unterscheiden, da sie nicht an der Körperaußenseite, sondern an dem Innenrande der larvalen Unterlippe gelegen sind. Die dorsale Wand der letzteren ist zum Teile stärker chitinisiert, so daß also ein Unterlippenstück wenigstens angedeutet ist, wenn es auch nicht so scharf ausgeprägt und deutlich begrenzt erscheint wie im zweiten und dritten Larvenstadium, sondern ganz allmählich in helleres Chitin übergeht. In der Lateralansicht der Larven ist schwer zu entscheiden, wie viel dieses Unterlippenstück beiträgt, daß im Grunde der Mundhöhle ein dunkler Fleck sichtbar ist, welcher zum Teile auch auf Rechnung der vorerwähnten dunkleren Chitinfärbung der an das Unterlippenstück angrenzenden Ursprungsstelle der Speichelrinnen gesetzt werden kann.

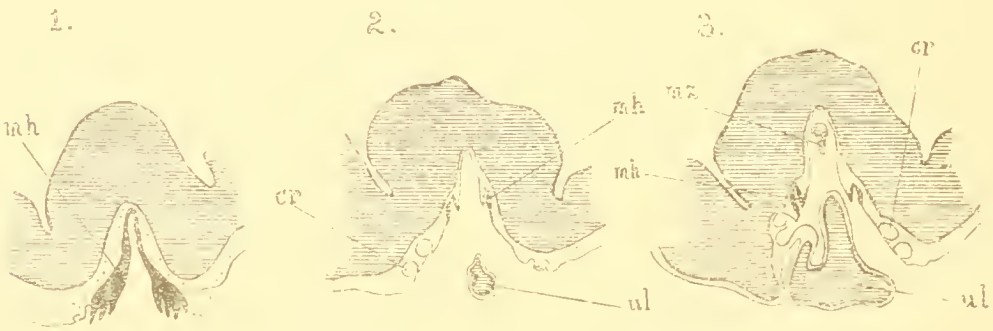
Ein Dorsalwulst fehlt dem ersten Larvenstadium ebenso wie dem zweiten Stadium, die Mundhöhle bleibt deshalb einheitlich und sind spezielle Mundhakentaschen nicht gesondert (vgl. Textfig. *B*, 1 und 2).

Die Mundhöhle erscheint in ihrem vordersten Teile im Querschnitte dorsal fast spitzwinkelig und nicht breit und flach abgerundet wie im zweiten Larvenstadium. Sie verläuft vorne in jene Furche, welche die beiden Lobi trennt, die das larvale Vorderende darstellen und die larvalen Sinnesorgane tragen. Vor dem gezähnten Vorderrande der beiden Mundhaken ist der Mundrand mit einigen cuticularen Dörnchen (Fig. 28, *cd*) bewehrt, und es hat LOWNE diese Stelle als „prestomal sclerite" oder „pseudolabrum" des ersten Larvenstadiums bezeichnet (18, pag. 43, 45). Diese Cuticularbildung ist oft kaum wahrnehmbar und muß nach dem Ergebnis der Untersuchung von Querschnitten als paarige Bildung der vorderen Mundseitenränder betrachtet werden. Auch im zweiten Larvenstadium fand ich manchmal den vorderen Mundrand vor und seitlich vom Vorderende der paarigen Mundhaken mit dunklerem, stärkerem Chitin bedeckt, doch scheint die Ausbildung dieses Chitinrandes der Mundhöhle im zweiten Larvenstadium individuellen Schwankungen unterworfen zu sein. Im dritten Stadium aber konnte ich entsprechende Chitinverstärkungen nicht beobachten. LOWNE hin-

gegen hat auch von der ausgewachsenen Larve einen „Prestomalscleriten" beschrieben. Die Betrachtung seiner Fig. 5*b* (18, pag. 38) läßt keinen Zweifel, daß er damit Teile des Dorsalwulstes, vielleicht das nagelförmige Chitinstück meinte, das aber nicht von der Seitenwand des Vorderendes der Mundhöhle, sondern von dem dorsalen Dache derselben in jenem Abschnitte gebildet wird, welcher zwischen den paarigen Mundhaken gelegen ist. Ich glaube daher nicht, daß der „prestomal sclerite" der jungen und der ausgewachsenen Larve in Lownes Darstellung sich homologisieren lasse.

In dem Winkel, den die beiden Seitenwände der Mundhöhle bilden, finden wir schon weit vorne auch die larvale Unterlippe in Querschnitten getroffen, seitlich von der Unterlippe liegen in der

Figur *B*.



Querschnitte durch die Mundhöhle des ersten Larvenstadiums von *Calliphora erythrocephala Mg.*

1. Region des Vorderendes der paarigen Mundhaken; 2. Region des Vorderendes der larvalen Unterlippe; 3. Region der Basis der larvalen Unterlippe. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Vergr. 250fach.

lateralen Mundhöhlenwand die hinteren Ausläufer der beiden Mundhaken, während die Cutieula des dorsalen Winkels der Mundhöhle hier hell erscheint (Textfig. *B*, 2). Wenn dann nach hinten die Verwachsung der Unterlippe mit den Seitenrändern des Mundes eintritt, so finden wir in den Querschnitten dorsal von der Unterlippe in der Tiefe der Mundhöhle erst ein rundliches Chitinplättchen, dann einen kleinen, seitlich komprimierten chitinösen Ring, oder ein löffelförmiges Chitinstück (Textfig. *B*, 3, *mz*), das sich bald in den folgenden Schnitten durch Verbreiterung speziell seiner ventralen Basis erweitert und eine annähernd dreieckige Form mit ventraler konkaver Seite annimmt (Textfig. *C*, 1. *mz*). Sein Inneres ist anfänglich mit Zellanschnitten völlig erfüllt, weiter hinten ordnen sich diese Zellen zu einer epithelialen Schicht unter der Chitinhülle und lassen in der Mitte einen Hohlraum frei, in welchem Muskeln u. a. zu erkennen sind. Die weitere Verfolgung der Schnittserie gegen das

hintere Ende des Pharynx läßt keinen Zweifel, daß wir es mit jenem Raume zu tun haben, welcher dorsal und lateral vom Frontalsack und ventral von der dorsalen Wand des Kopfatriums, bzw. des Pharynx begrenzt wird, und den wir als suprapharyngealen Raum bezeichnet haben. Die innere Schichte des Frontalsackes und die Dorsalwand des Kopfatriums scheiden also im ersten Larvenstadium eine stärkere und dunklere Cuticula ab, die vorne einen rundlichen bis löffelförmigen, hinten einen mehr dreieckigen Querschnitt hat. Diese Cuticularabscheidung an der Wurzel des Frontalsackes ist es, welche in Totopräparaten als Medianzahn erscheint. Lowne hat schon (18. pag. 41, Textfig. 7) die Lage des Medianzahnes richtig erfaßt und im Längsschnitte dargestellt. Durch die mächtigere Ausbildung der Cuticula in der Form eines Medianzahnes, welcher deutlich von der Cuticula der äußeren Epithelschicht des Frontalsackes getrennt bleibt, erscheint die Abgliederung des letzteren als sackförmige Ausstülpung der Dorsalwand des Kopfatriums in den Querschnittpräparaten der Larven des ersten Stadiums sehr deutlich erkennbar. Lateral ist auch in diesem Larvenstadium der Frontalsack mit dem Halsteile des Kopfatriums bzw. mit dem Vorderende des Pharynx, wie im zweiten und dritten Larvenstadium, verbunden. Die besonders starke Entwicklung der Cuticula an der vorderen Wurzel des Frontalsackes bzw. am vorderen Ende des suprapharyngealen Raumes ist aber eine spezielle Eigentümlichkeit der Larven im ersten Stadium, die deshalb allein einen Medianzahn erkennen lassen, während bei dem zweiten und dritten Larvenstadium dieser Teil der Cuticula des Frontalsackes und der dorsalen Wand des Halsteiles nicht stärker chitinisiert ist und deshalb in Totopräparaten nicht hervortritt. Der Medianzahn ist also eine Bildung, die im zweiten und dritten Larvenstadium in schwach und mehr farblos chitinisierten Teilen ein Homologon findet, und ist daher nur im Hinblick auf die Mächtigkeit seiner cuticularen Schichte eine dem ersten Larvenstadium allein zukommende Bildung.

In jenem Abschnitte des Medianzahnes, wo derselbe im Querschnitte eine mehr dreieckige Gestalt annimmt, bemerkt man bereits, daß an seiner dorsalen Kante das Chitin hell wird und nur seine ventrale Fläche und die sich anschließenden Teile der beiden Lateralseiten dunkel chitinisiert sind; wenig weiter nach hinten ist nur mehr die Ventralfläche des Medianzahnes dunkel gefärbt, bis auch sie in helles Chitin übergeht. Die ventrale Fläche des Medianzahnes bildet die meist konkav gewölbte dorsale Wand des

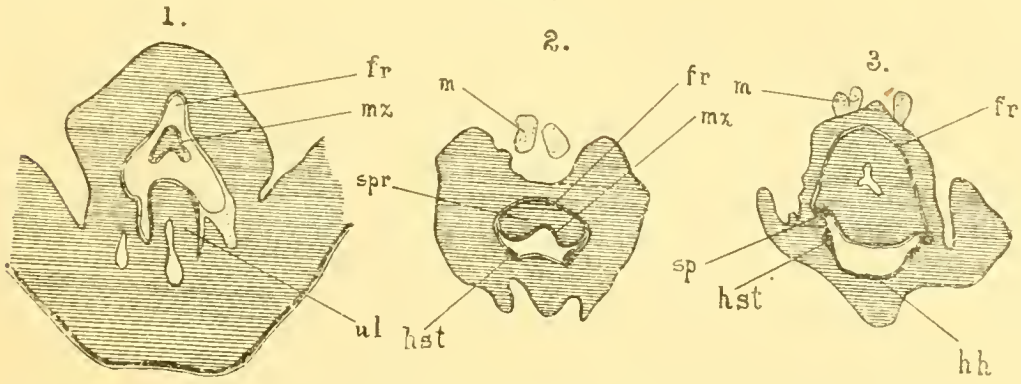
Lumens im Halsteile des Kopfatriums. An Totopräparaten sieht man in der Lateralansicht (Fig. 27), daß der Medianzahn ventral einen spitzen (zahnartigen) Höcker trägt, von dem aus eine sehr deutliche Längskontur nach hinten gegen das Ende des Medianzahnes verläuft. Dieser spitze Höcker ist jene Stelle des Medianzahnes, wo deren erst kreisförmiger Querschnitt ventral sich verlängert und dadurch eine löffelförmige bis ovale Gestalt annimmt, die erwähnte Kontur aber deutet uns die seitlichen Kanten der ventralen Fläche des Medianzahnes an; wir sehen auch in dem zitierten Bilde (Fig. 27), wie die dorsal von diesen ventralen Seitenkanten gelegenen Seitenflächen des Medianzahnes nach hinten sich scheinbar immer mehr und mehr verschmälern, da, wie wir gesehen haben, dieselben nur vorne zur Gänze dunkel pigmentiert sind, nach hinten aber allmählich die dunkle Pigmentierung sich auf die ventralen Partien der Seitenfläche beschränkt, bis endlich die ganzen Seitenflächen von heller Cuticula bekleidet werden.

De Meijere (19 *d*, pag. 164—166 und 174—178) hat bei *Conops rufipes F.* und bei *Sicus ferrugineus L.* ebenfalls einen Medianzahn gefunden, den er als labrum deutet, wie dies gleicherweise Lowne getan hat; aber De Meijere fand auch bei den Larven des zweiten und dritten Stadiums einen solchen Medianzahn (oder ein labrum). Insbesondere in seiner Fig. 6 der Tafel 14 bildet er den Medianzahn (im zweiten Larvenstadium von *Conops*) als ein über den Vorderrand des larvalen Kopfes und über die Mundhaken hinausragendes Gebilde ab. Da der Medianzahn nach seiner Lage zwischen Frontalsack und Halsteil normal in der Ruhe stets hinter den paarigen Mundhaken gelegen ist, bzw. mit seiner Spitze zwischen die hinteren Teile derselben ragt, so wären diese Gebilde der Conopidenlarven behufs völlig sicherer Feststellung ihrer Homologie mit dem Medianzahn des ersten Larvenstadiums nochmals an Schnittpräparaten nachzuuntersuchen. Die Bemerkung De Meijeres, Lowne habe den Medianzahn mit dem „pseudolabrum" identifiziert, beruht wohl auf einem Mißverständnis (vgl. 18, pag. 41—43).

Ein Medianzahn im ersten Larvenstadium wurde schon bei diversen Gattungen cyclorhapher Dipterenlarven beobachtet, so z. B. von Pantel (24, pag. 24) bei *Thrixion halidayanum Rond.*, von Miall and Taylor bei *Phytomyza aquifolii Gour.* (21, pag. 262), von Nielsen bei einer Reihe parasitischer Dipterenarten (23 *a, b, c*), von Trägårdh bei *Ephydra riparia Fall.* und *Anthomyia spreta Meig.* (27 *a*, pag. 10 und 27 *b*, pag. 5), von Vaney bei *Hypoderma boris L.* (28 *b*, pag. 286) usf.

Tölg hat bei *Bilaea pectinata Meig.* (26 *a*, pag. 12) hinter den Mundhaken des ersten Larvenstadiums einen „Prästomalskleriten" gezeichnet, von dem zwei Chitinspangen ausgehen, die er den „Parastomalskleriten" Lownes vergleicht. Da die „Prästomalskleriten" aber vor den Mundhaken gelegen sein müssen, mit den „Parastomalskleriten" (= Frontalsackspangen) nicht in direkter Beziehung stehen, so vermute ich, daß das ganze von Tölg gezeichnete Gebilde dem Medianzahn entspricht, der „Medianzahn" in Tölgs Darstellung aber wahrscheinlich schon dem Halsteile zugehöre. Auch die „Parastomalskleriten", die Tölg vom ersten Larvenstadium der *Parasetigena segregata Rond.* beschreibt, scheinen nicht den „Parastomalskleriten" Lownes und anderer Autoren zu ent-

Figur C.



Querschnitte durch den Halsteil des ersten Larvenstadiums von *Calliphora erythrocephala Mg.*

1. Region der Verwachsungszone von Unterlippe und ventralem Mundseitenrande; 2. Region des vorderen Teiles des H-förmigen Halstückes; 3. Region der hinteren ventralen Halsspange. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Vergr. 250fach.

sprechen, stellen vielleicht eher die erste Anlage der paarigen Mundhaken des ersten Larvenstadiums dar, von denen Tölg nichts erwähnt; doch will ich letztere Deutung nicht als sicher hinstellen, so lange ich nicht Gelegenheit habe, diese Larve nachzuuntersuchen.

Bereits im ersten Larvenstadium von *Calliphora* ist ein annähernd H-förmiges oder X-förmiges Halsstück vorhanden (Fig. 27 und 28, *hst*), dessen seitliche Schenkeln sich nach vorne in Gestalt schlanker zierlicher Stäbe von rundlichem Querschnitt ziemlich weit verlängern und bis in die Region des Medianzahnes ragen (Textfigur *C*, 2, *hst*), weshalb sie in der Lateralansicht von Totopräparaten ventral neben dem letzteren erscheinen (Fig. 27). Nach hinten sind die seitlichen Schenkeln des Halsstückes seitlich abgeplattet (Textfigur *C*, 3, *hst*), ihre mediane Verbindungsbrücke *(hh)* ist von

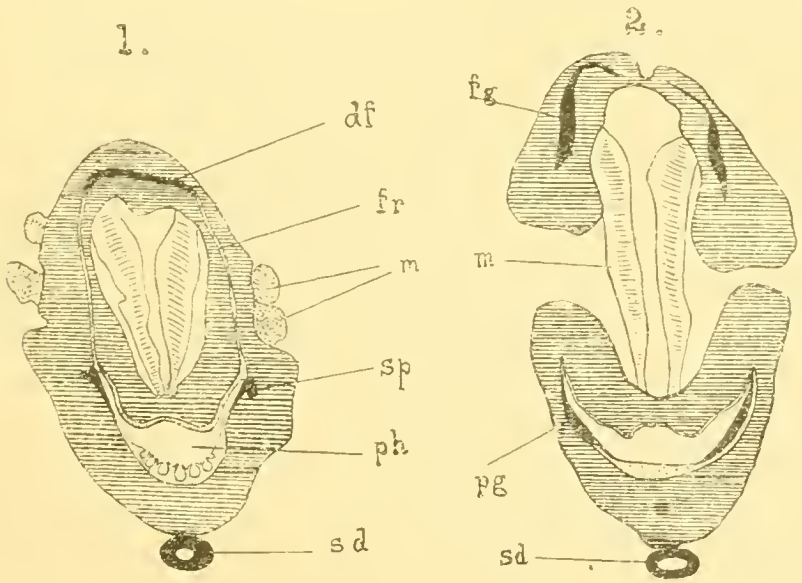
ansehnlicher Breite und entspricht der „hinteren ventralen Halsspange" des zweiten und dritten Larvenstadiums; ein Homologon für die „vorderen ventralen Halsspangenstücke" fehlt im ersten Larvenstadium. Auch die dorsale Halsspange ist nicht als ein gesondertes Gebilde erkennbar; sie wäre in jener Zone zu suchen, wo das Lumen des Halsteiles dorsal noch von der ventralen Fläche des Medianzahnes bekleidet ist, also durchwegs noch stärker chitinisiert erscheint. Vielleicht ist also die dorsale Halsspange des zweiten und dritten Larvenstadiums noch als ein bei der Häutung regenerierter Rest der Ventralfläche des Medianzahnes zu betrachten. Das H-Stück ist von den Cephalopharyngealplatten deutlich durch helles Chitin abgetrennt (Fig. 27).

Von den zwei Paar Frontalsackspangen, welche in den späteren Larvenstadien annähernd dorsal von den seitlichen Schenkeln des Halsstückes zu finden sind, ist im ersten Larvenstadium nur das hintere Paar zu finden, welches aus dem Vorderrande der Cephalopharyngealplatten entspringt; es erscheint als direkte Fortsetzung des ventralen Teiles der Cephalopharyngealplatten, die allmählich durch Verjüngung in die Frontalsackspangen übergehen (Fig. 27, *sp*). Sie liegen innerhalb des Bereiches des Pharynx an den dorsalen Ecken des Lumens des letzteren (Textfigur *D*, 1. *sp*); nach vorne im Halteile kommen sie dorsal von den seitlichen Teilen des Halsstückes zu liegen (Textfigur *C*, 3. *sp*) und enden vorne etwa an jener Stelle des Medianzahnes, wo dessen stärker chitinisierte Wand anfängt, nicht bloß die Dorsalseite des Atriumlumens zu bedecken, sondern sich auch seitlich in den Frontalsack umzuschlagen. Weismann hat seinerzeit die Verhältnisse derart geschildert, als ob der Medianzahn mit den unteren Schenkeln des „Gestells" (= Cephalopharyngealplatten) zusammenhänge (35 *a*, pag. 194).

Durch Verbreiterung gegen die ventrale Seite werden die beiden Frontalsackspangen nach hinten zur seitlichen Begrenzung des Pharynxlumens (als ventraler vorderer Teil der Cephalopharyngealplatten), dessen vorderster Abschnitt nicht durch dunkle seitliche Chitinplatten begrenzt wird; gleichzeitig treten im Frontalsack dorsal ebenfalls paarige dunklere Chitinplatten auf, die nur vorne dorsal durch eine dunklere Brücke miteinander verbunden sind (Textfigur *D*, 1. *df*), im übrigen aber in helles Chitin übergehen, vermittelst dessen sie untereinander und mit den seitlichen Cuticularbildungen des Pharynx zusammenhängen, bis sie sich erst weiter hinten mit den letzteren zu einheitlichen lateralen dunkleren Platten verbinden.

Diese Darstellung nach dem Verhalten von Querschnitten findet ihre Ergänzung in Totopräparaten, welche bei Lateralansicht (Fig. 27) erkennen lassen, daß die beiden Cephalopharyngealplatten von vorne ziemlich stark ausgeschnitten sind, wodurch sie auch vorne in dorsale und ventrale Teile geschieden erscheinen, da die verbindenden hellen Cuticulateile sich in Totopräparaten der Beobachtung entziehen. Die beiden Cephalopharyngealplatten setzen sich nach hinten in Gestalt der zwei Paare von Chitingräten fort, von denen das dorsale, im Frontalsack gelegene Paar eher kürzer als das ventrale im Pharynx gelegene Paar (Fig. 27 *fg* und *pg*), keinesfalls

Figur *D*



Querschnitte durch den Pharynx des ersten Larvenstadiums von *Calliphora erythrocephala Mg.*

1. Region der dorsalen Verbindungsbrücke der Cephalopharyngealplatten; 2. Region des vorderen Teiles der dorsalen und ventralen Chitingräten. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Vergr. 320fach.

aber bedeutend länger ist, wie letzteres in den nachfolgenden Entwicklungsstadien der Calliphoralarven zutrifft. In allgemeinen ist noch zu bemerken, daß die Cephalopharyngealplatten und ihre Anhänge ziemlich schwach chitinisiert sind und daher nicht so deutlich hervortreten und so scharf abgegrenzt gegen die hellen Cuticulateile sind, wie im zweiten und dritten Entwicklungsstadium der Larven. Die Cuticula des Pharynx trägt an dessen Ventralseite eine Anzahl von chitinösen Längsrippen, die aber das Hinterende des Pharynx nicht erreichen. Die ventralen Chitingräten sind nach hinten zu nicht augenfällig verbreitert, sondern verjüngen sich allmählich; dennoch sehen wir auch bei den Larven des ersten

Stadiums in einer gewissen Region die Epithelien des Pharynx und des Frontalsackes in analoger Weise lateral sich verbinden und verwachsen, wie wir dies an den Larven des dritten Stadiums erörtert haben (Fig. 17) und wie dies auch für die Larven des zweiten Stadiums zutrifft. Da aber die Cuticula des Pharynx in diesem Abschnitte hell gefärbt ist und sehr dünn bleibt, wird die Verschmelzungsstelle der Hypodermis von Pharynx und Frontalsack in Totopräparaten des Cephalopharyngealskelettes nicht leicht kenntlich, um so weniger, als überhaupt der dorsale Rand der ventralen Chitingräten der neugeborenen Larve in der Lateralansicht nur undeutlich zu erkennen ist, weil er nicht wie in den späteren Larvenstadien durch starke Chitinisierung und Pigmentierung rippenartig ausgebildet ist.

Wir sehen also, daß alle drei Entwicklungsstadien der Larve von *Calliphora* prinzipiell die gleiche Bauweise hinsichtlich des Kopfatriums, des Frontalsackes und des Pharynx aufweisen. Die bedeutendsten Abweichungen im Bau des Cephalopharyngealskelettes weisen einesteils die Larven des ersten Stadiums in dem Besitz des Medianzahnes, andrerseits jene des dritten Stadiums in der Ausbildung eines Dorsalwulstes auf.

Es sei nochmals hervorgehoben, daß alle beschriebenen Skelettteile des Cephalopharyngealapparates nur besonders verstärkte dunkler gefärbte Teile der einheitlichen Cuticula der Hypodermis dieser Organe darstellen und durch helle Chitinablagerungen kontinuierlich miteinander verbunden sind. Nur im Totopräparate und an in Kalilauge mazerierten Präparaten wird der Eindruck hervorgerufen, daß es isolierbare und teilweise unzusammenhängende Skelettbestandteile seien. In Schnittpräparaten können wir die verbindenden hellen Cuticulaschichten deutlich erkennen. Das Cephalopharyngealskelett weist also die typischen Eigentümlichkeiten des spezifischen Außenskelettes der Arthropoden auf, die auf der Ausbildung einer chitinösen Cuticula durch Epithelien beruht, wobei gewisse Teile der Cuticula eine besondere Verstärkung erfahren, aber durch minder verhärtete Chitinhäute verbunden bleiben.

Von allen Teilen des Cephalopharyngealapparates weisen nur die Unterlippe und der Medianzahn ein Lumen auf, welches mit der Leibeshöhle kommuniziert.

Die Mundhaken sind nur im ersten Entwicklungsstadium der Larve am Vorderrande gezähnt, späterhin sind sie einfache, ven-

tralwärts gekrümmte Haken, die in die Nahrungsobjekte eingebohrt werden können und vielleicht auch dazu Verwendung finden, daß die Larven sich mit ihrer Hilfe an ihren weichen Nährstoffen wie Fleisch festhaken, um dann den ganzen Körper nachzuziehen. Eine eigentliche Zerkleinerung der Nahrung kann mit Hilfe der Mundhaken nicht bewerkstelligt werden. Die Zähnelung der Mundhaken im ersten Larvenstadium ermöglicht eine sägeartige Funktion dieser Organe. Im übrigen dürfte die Nahrungsaufnahme der Larven des ersten Stadiums nur gering sein, da die Larven bis zur ersten Häutung nicht übermäßig an Größe zunehmen. Die Hauptgrößenentwicklung fällt in das dritte Larvenstadium, welches auch zeitlich den breitesten Raum in der larvalen Entwicklungsperiode einnimmt.

Der Medianzahn wird öfters als zweischneidig und flach beschrieben und einer Dolchklinge verglichen; daß er eine solche Form bei *Calliphora* nicht hat, ergab vorstehende Untersuchung. Besser paßt schon die ebenfalls angewandte Bezeichnung schaufelförmig, wenn man von seinem ventralen spitzen Höcker und seiner vorne zugespitzten Gestalt absieht. Als Mundwerkzeug irgendwelcher Art kommt die schaufelförmige Ventralfläche des Medianzahnes aber nicht in Betracht, da sie bereits hinter jener Zone gelegen ist, wo die Unterlippe mit der Wandung der Mundhöhle verwächst.

Der Hauptteil des Medianzahnes ist zum Schneiden mit Rücksicht auf seine Lage und seine im Querschnitt dreieckige Gestalt, die der Ventralseite eine Fläche und nicht eine Kante zukehrt, nicht geeignet. Eher könnte das Vorderende des Medianzahnes als stechendes oder schneidendes Werkzeug verwendet werden. Ob demselben als solches tatsächlich eine hervorragendere Rolle, z. B. beim Aufsprengen der Eihülle zukommt, wie manche annehmen, erscheint nicht sichergestellt, da die ausschlüpfende Larve ja auch in den feinen Zähnchen am Vorderrande der paarigen Mundhaken ein brauchbares Werkzeug hiezu besitzt.

Im übrigen dienen die als Cephalopharyngealskelett erscheinenden festeren Chitinteile als Versteifungen der bezüglichen Organe und Organteile und geben denselben durch die ihnen innewohnende Elastizität eine bestimmt ausgeprägte Gestalt, die auch durch die Einwirkung des Muskelzuges nicht übermäßig und nicht dauernd verändert werden kann. Jene Chitinverstärkungen, welche dem Lumen des Halsteiles und des Pharynx anliegen, besorgen auch, daß dieses Lumen stets bis zu einem gewissen Grade offen erhalten

bleibe; die Verbindung dieser Skeletteile durch weicheres Chitin ermöglicht im Vereine mit der Elastizität der Chitinbildungen überhaupt die Erweiterungsfähigkeit des Lumens für den Durchtritt von Nahrungskörpern. Eine besondere Rolle spielen die skelettartigen Bildungen des Cephalopharyngealapparates als Ansatzstellen und Angriffspunkte der Muskulatur, worauf ich im Voraufgegangenen mehrmals hinzuweisen Gelegenheit hatte, wenn ich auch nicht den Muskelapparat in seinen Einzelheiten näher erörtert habe. Auch der Dorsalwulst ist vielleicht im Sinne einer Verstärkung der Dorsalwand der Mundhöhle zu deuten, da sich an ihm ein Muskelpaar anheftet. Ob ihm sonst noch eine besondere physiologische Funktion zukommt, ist zur Zeit nicht sicher zu ermitteln.

Im allgemeinen zeigen die durch dunkle Färbung ausgezeichneten Skeletteile des Cephalopharyngealapparates während der larvalen Entwicklungsperiode die Tendenz einer immer stärker werdenden Ausbildung, wodurch sie eine zunehmende Leistungsfähigkeit erhalten. Nur jener Teil, welcher im ersten Larvenstadium als Medianzahn ausgebildet ist, zeigt diese zunehmende Tendenz nicht, sondern erfährt bei der ersten Häutung der Larve eine Reduktion, da die zugehörigen Hypodermisteile nur mehr schwaches helles Chitin abscheiden, welches selbst in Schnittpräparaten zum Teile nur schwer beobachtet werden kann, wie dies z. B. in den Schnitten der Fig. 9 und 10 der Fall war. Die gesteigerte Ausbildung des Cephalopharyngealskelettes zeigt sich während der einzelnen Larvenstadien oft in Form einer steten Neubildung von Chitinsubstanz an den vorhandenen Skeletteilen, denen neue Chitinschichten angelagert werden, wodurch auch das Wachstum dieser Skeletteile ermöglicht wird, und in den Zeiten der larvalen Häutungen in Form einer quantitativ mächtigeren Neubildung (Regeneration) bereits vorhanden gewesener Skeletteile oder nicht skelettartig erhärteter Cuticularteile: in einem Falle aber beruht sie auf einer Komplikation eines ursprünglich einfacher gebauten Organteiles (Dorsalwulst).

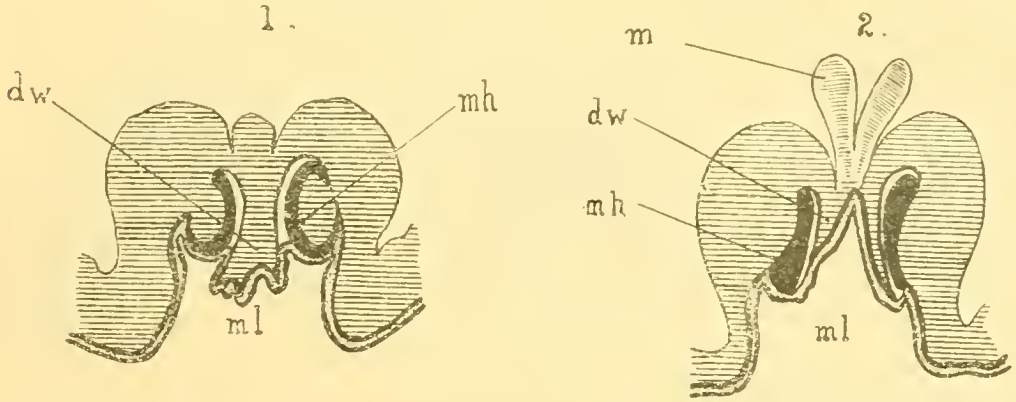
Einzelne Skeletteile des Cephalopharyngealapparates stehen zu speziellen Sinnesnerven in Beziehung (vgl. 24. pag. 88 ff. und pag. 234—237; ferner 34, pag. 24, 25); dies trifft für eine größere Zahl der Skeletteile zu als Pantel und Wandollek seinerzeit angenommen haben, doch kann ich hierauf zur Zeit nicht näher eingehen. An den vorderen ventralen Halsspangenstücken können durchscheinende Stellen erkannt werden, die mit Nervenendigungen korrespondieren.

II. Das Cephalopharyngealskelett anderer cyclorhapher Dipterenlarven.

1. Lucilia und Sarcophaga.

Mit den bezüglichen drei larvalen Entwicklungsstadien von *Calliphora* weisen die von mir untersuchten Larven von *Lucilia* und *Sarcophaga*, deren Spezies nicht näher bestimmt werden konnte, weitestgehende Übereinstimmung hinsichtlich des Baues des Cephalopharyngealapparates, bzw. -Skelettes auf. Der Bau des letzteren ist daher nicht von jener Einfachheit, wie GUYENOT dies für *Lucilia* darstellte, von welcher er nur die paarigen Mundhaken, das Halsstück und die Cephalopharyngealplatten mit ihren Gräten beschrieb. Wir finden bei *Lucilia* und *Sarcophaga* alle jene Skeletteile wieder,

Figur *E*.



Querschnitte durch die Mundhöhle einer *Sarcophaga*-Larve (III. Stadium). 1. Region des vorderen unpaaren Teiles des Dorsalwulstes; 2. Region des hinteren paarigen Teiles des Dorsalwulstes. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Verg. 180fach.

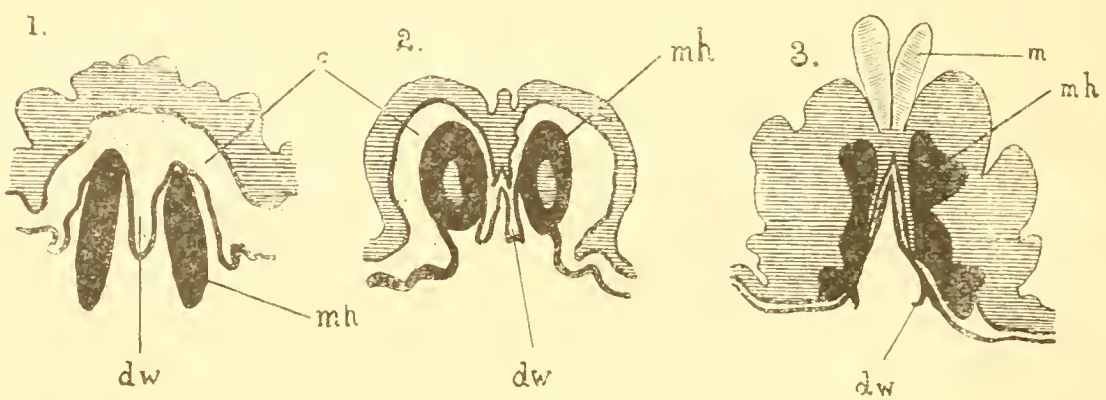
die wir bei *Calliphora* kennen gelernt haben, und zwar in annähernd gleicher Gestalt. Bei *Sarcophaga* sind vielleicht im dritten Larvenstadium die hinteren Mundwinkelstücke nicht so fest mit den Stützplatten der paarigen Mundhaken verbunden, und auch der Dorsalwulst des dritten Larvenstadiums ist minder entwickelt als bei *Calliphora* und *Lucilia;* er ist nämlich bei den von mir untersuchten *Sarcophaga*-Larven zwar im dritten Larvenstadium deutlich vorhanden, aber nicht von so ansehnlicher dorsoventraler Tiefe wie bei den andern zwei Gattungen; speziell die seitlichen Mundrinnen sind nur als seichte Furchen erkennbar, weshalb man nie deutlich abstehende paarige Schenkeln des Dorsalwulstes an den Querschnitten findet (Textfig. *E*, 2). Überdies fehlt ein nagelförmiges Chitinstück (Textfig. *E*, 1). Die ventrale Furche ist nicht so erweitert wie bei *Calliphora*, sondern hat im Quer-

schnitte annähernd dreieckige Gestalt mit dorsalem spitzen Winkel; nach vorne verschwindet die Furche allmählich, so daß der Dorsalwulst in seinem vorderen Abschnitte einem unpaaren und ungefurchten Organe gleicht.

2. Dacus oleae Rossi.

Bei dem dritten Larvenstadium von *Dacus oleae Rossi*, welches in Schnittpräparaten an dem Vorhandensein eines Dorsalwulstes (Textfig. *F, dw*), der aber eines dunklen nagelförmigen Chitinstückes entbehrt, und an der Siebenzahl der freien Längsrippen des Pharynx (Textfig. *G*) vom zweiten Larvenstadium unterschieden werden kann, welches keinen Dorsalwulst besitzt und nur fünf freie Längsrippen

Figur *F*.



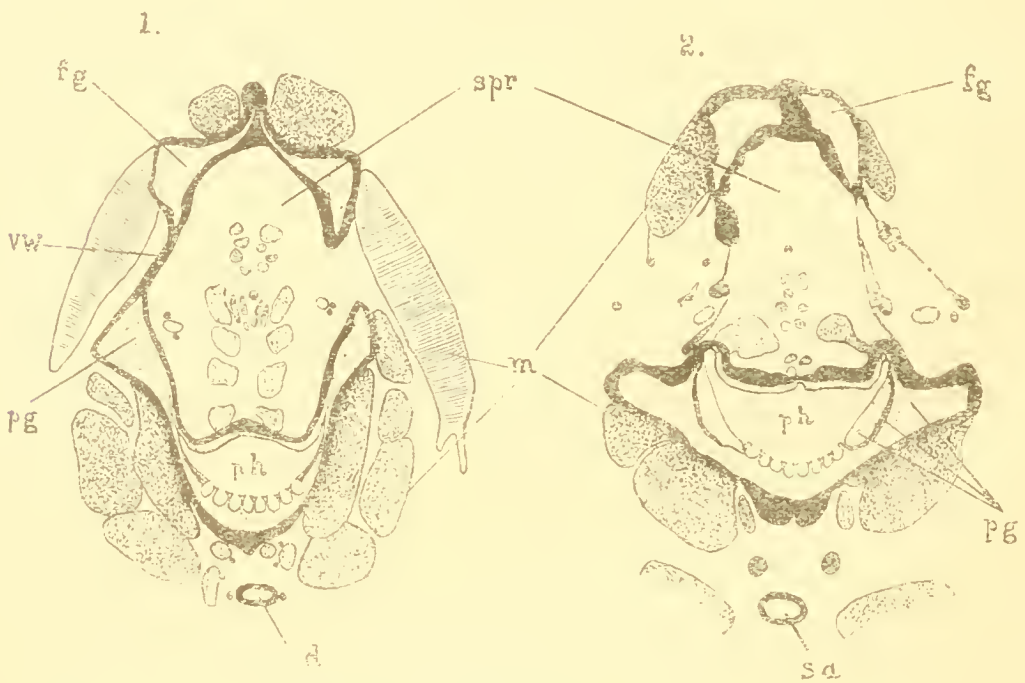
Querschnitte durch die Mundhöhle der Larve von *Dacus oleae Rossi* (III. Stadium). 1. Region des vorderen unpaaren Teiles des Dorsalwulstes; 2. Region des mittleren Teiles des Dorsalwulstes; 3. Region des Hinterendes des Dorsalwulstes. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Vergr. 150fach.

im Pharynx aufweist, fällt die kräftige Entwicklung der paarigen Mundhaken (Textfig. *F*, 1) auf, die stark gegen die Ventralseite gekrümmt sind. Gesonderte Mundwinkelstücke an den hinteren Mundwinkeln fehlen, ebenso wie eine Verstärkung der Dorsalwand der larvalen Unterlippe. Im Zusammenhange mit ersterem Umstande steht auch der Mangel besonderer hinterer Mundwinkelrinnen, in welche die sog. Speichelrinnen bei *Calliphora*, *Lucilia* und *Sarcophaga* einmünden. Der Dorsalwulst ist an seiner Ventralseite nicht übermäßig tief gefurcht, die Furche überdies nicht verbreitert, so daß die Mundhöhle (im engeren Sinne) nie verkehrt herzförmig erscheint, wie bei *Calliphora*, sondern einem spitzwinkeligen Dreiecke gleicht (Textfig. *F*, 2, *dw*). Die hinteren Ausläufer des Dorsalwulstes sitzen an Querschnitten als nur sehr kurze Zipfel an der Seitenwand der Mundhöhle (Textfig. *F*, 3. *dw*). Die ventrale Furche des Dorsal-

wulstes reicht weit nach vorne. Die Mundhakentaschen sind von der Mundhöhle im engeren Sinne deutlich abgetrennt. In der Ventralansicht von Totopräparaten ist der Dorsalwulst aber nur schwer erkennbar. Die Cuticula der Mundhöhle zeigt einen geschichteten Bau. Das H-förmige Halsstück ist ähnlich jenem von *Calliphora*, die „vorderen ventralen Halsspangenstücke" aber bilden eine einheitliche dunkle Spange, welche aus einem querliegenden Verbindungsteile und zwei symmetrisch gelegenen, seitlichen, kurzen Fortsätzen desselben nach vorne besteht, so daß die vordere ventrale Halsspange in der Ventralansicht einem annähernd U-förmig gebogenen Körper ähnelt. Eine dorsale Halsspange ist gleichfalls vorhanden. Von den Frontalsackspangen ist nur das hintere Paar vorhanden, welches aus dem Vorderrande der Cephalopharyngealplatten entspringt. Letztere zeigen mächtige Entwicklung und setzen sich in Form der bekannten zwei Paare von Chitingräten nach hinten fort, von denen das dorsale Paar nur wenig länger als das ventrale Paar, aber dunkler chitinisiert ist. Die dunkle Färbung (Fig. 30, *cp*) ist allerdings mehr oder minder auf die von der inneren (= ventralen) Hypodermis ausgebildete Cuticularschichte beschränkt, während die Cuticula der Außenwand des Frontalsackes hell gefärbt erscheint. Die beiden Cephalopharyngealplatten sind überdies an ihrer Vorderseite ziemlich tief eingebuchtet; eine dunkle Chitinbrücke zwischen den beiden Cephalopharyngealplatten verbindet die vorderen Teile derselben ähnlich wie bei *Calliphora*. Der pigmentierte Teil der dorsalen Gräten erstreckt sich nicht allzuweit nach hinten (vgl. Fig. 31, *fg*), ihr hinterer Teil besteht ausschließlich aus hellem Chitin. Indem sich die dorsalen Gräten nach hinten verschmälern, werden sie dabei gleichzeitig derart verdickt, daß sie im Querschnitte fast dreieckig erscheinen mit einem dünneren Fortsatze gegen die dorsale Medianlinie des Frontalsackes (Textfig. *G*, 1, *fg*). Die ventralen Gräten des Pharynx aber sind im Umkreise jener Stelle, wo sie sich dem ventralen Rande des Frontalsackes wieder nähern, und wo es zu einer neuerlichen Verwachsung der Hypodermis von Pharynx und Frontalsack kommt wie bei *Calliphora*, mächtig an ihrer dorsalen Kante verdickt (Textfig. *G*, 1, *pg*); hinter der neuerlichen Trennungsstelle von Frontalsack und Pharynx biegen diese Verdickungen der Pharynxgräten immer mehr lateralwärts aus (Textfig. *G*, 2, *pg*), so daß sie schließlich an Querschnitten gemeinsam mit der ventralen Pharynxwandung einen kontinuierlichen Bogen aus dicker, aber heller Chitinmasse bilden, der an seinem dorsalen Rande jederseits in je zwei Ecken ausgezogen ist.

In diesem hinteren Abschnitte des Pharynx besteht die Cuticula der seitlichen Pharynxwandung aus drei Schichten, einer äußeren lockeren Chitinmasse, der eine zwar mehr dünne, aber feste und dunkler pigmentierte Chitinlamelle angelagert ist, die sich bogenförmig von den inneren Dorsalecken des Pharynx gegen die äußerste Lateralreihe der Längsrippen ausdehnt, endlich liegt innerhalb dieser Lamelle noch eine dritte schwammige und ungemein locker gefügte Chitinschichte, die im Querschnitte annähernd die Gestalt eines Kreissegmentes hat, dessen Kreisbogen der erwähnten

Figur *G*.



Querschnitt durch den Pharynx und Frontalsack der Larve von *Dacus oleae Rossi* (III. Stadium).

1. Region der neuerlichen Verwachsung der Hypodermis von Pharynx und Frontalsack; 2. Region des hinteren Abschnittes des Pharynx. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.) Vergr. 120fach. Die Epithelien und Nerven sind schwarz gezeichnet.

festeren Chitinlamelle anliegt, während die Sehne desselben die seitliche Begrenzung des Pharynxlumens bildet (Textfig. *G*, 2. *pg*). Von letzterer Chitinschichte ist allerdings in manchen Schnittserien kaum mehr als die innerste sehnenartig verlaufende Lamelle zu erkennen.

Kurz vor dem Hinterende des Pharynx erscheint der mediane Teil seiner Ventralseite manchmal außen gefaltet; der Chitinbogen, den die Ventralwand des Pharynx gemeinsam mit den Seitenwänden desselben bildete, verflacht immer mehr und mehr und wird dadurch in seiner Gänze zum ventralen Boden des Pharynx (Fig. 32), während dessen Seitenwände nur mehr von den verlängerten inneren Dorsalecken gebildet werden.

Die äußersten Hinterenden der Verdickungen der Pharynxgräten gliedern sich in manchen Schnittserien durch eine Furche von der Cuticula der eigentlichen Pharynxwandung ab, um aber rasch zu enden, so daß es also zur Ausbildung wirklicher parapharyngealer Platten nicht kommt; wenigstens konnte ich in meinen Schnitten nie dem Pharynx seitlich angelagerte Platten deutlich erkennen; doch ist es möglich, daß die von mir untersuchten Larven noch nicht völlig verpuppungsreif und daher die parapharyngealen Platten noch unvollständig entwickelt waren. Auf alle Fälle aber sind die mächtigen Verdickungen, welche wir an den pharyngealen Chitingräten der *Dacus*-Larve kennen gelernt haben, eine den parapharyngealen Platten homologe Bildung und stellen, wenn nicht eine ontogenetische Vorstufe, so wenigstens eine phylogenetische Vorstufe oder ein Rudiment der echten parapharyngealen Platten dar, die wir bei der verpuppungsreifen Larve von *Calliphora* kennen gelernt haben und in noch höherem Maße bei dem Parasiten von Alliumblättern entwickelt finden werden.

Die dorsale Wand des Pharynx hat eine sehr einfach gestaltete Cuticula, wie gleicher Weise auch bei allen anderen von mir untersuchten cyclorhaphen Dipterenlarven. Die Ventralwand des Pharynx besitzt eine zwar dicke, aber helle Cuticula mit deutlichen Längsrippen, die bis an das Pharynxhinterende reichen.

Keilin (14 *b*, pag. 1550) glaubte seinerzeit feststellen zu können, daß nur die saprophagen unter den cyclorhaphen Dipterenlarven Längsrippen besäßen, während die in Tieren oder Pflanzen parasitierenden, ferner die carnivoren und blutsaugenden cyclorhaphen Dipterenlarven solcher Längsrippen stets entbehrten. Wie Keilin inzwischen selbst feststellte (14 *c*, pag. 25), fügt sich *Dacus oleae* — und auch *Anastrepha ludens Loew* — nicht in diese Regel, da *Dacus* zwar unzweifelhaft ein Pflanzenparasit ist, aber dennoch wohl ausgebildete Längsrippen im Pharynx besitzt. Keilin (14 *c*, pag. 25) meint, zwei Erklärungen wären für diese Ausnahme möglich, daß entweder die Diastasen, welche sich in den Früchten finden, eine wichtige Rolle spielten, indem sie die Pflanzengewebe in den Früchten um das *Dacus*-Ei und in der Galerie der *Dacus*-Larve einem Verdauungsprozesse unterwürfen, oder aber, daß solche Diastasen nicht von den pflanzlichen Geweben der befallenen Früchte selbst erzeugt würden, sondern von Mikroorganismen, die in die Frucht gelangten, wenn dieselbe von der weiblichen Fliege mit einem Ei belegt würde. In beiden Fällen, die eventuell auch vereint sein könnten, wäre die Lebensweise des Fruchtparasiten analogen

Bedingungen unterworfen, wie jene der saprophag lebenden Larven. Keilin meint also, daß sich vielleicht doch aus der Beschaffenheit der ventralen Pharynxwandung auf die Art der Ernährung der cyclorhaphen Fliegenlarven werde ein Schluß ziehen lassen, und es ist ihm tatsächlich gelungen, bei einigen Dipterenlarven, welche bisher als saprophag oder als coprophag galten, aber der Längsrippen im Pharynx entbehren (*Graphomyia maculata Scop., Phaonia variegata Meig., Phaonia goberti Mik, Allognota agromyzina Fall.*), zu beobachten, daß sie nicht saprophag sind, sondern sich von andern lebenden Insektenlarven oder von Oligochaeten ernähren, die neben ihnen in dem aus pflanzlichen oder tierischen Detritus bestehenden Milieu leben.

Die Zahl der cyclorhaphen Dipterenlarven, von welchen wir heute sicher wissen, daß sie Längsrippen im Pharynx besitzen oder nicht, ist noch relativ gering, und wir werden über den Zusammenhang der Ernährung mit der Beschaffenheit des Pharynx erst dann Sicherheit erlangen, bis unsere Kenntnisse diesbezüglich erweitert sind. Wir müssen aber immerhin mit der Möglichkeit rechnen, daß, selbst wenn Keilins Theorie sich im allgemeinen als richtig erweisen sollte, doch manche Arten eine mit dieser Theorie nicht im Einklang befindliche Beschaffenheit des Pharynxbaues aufweisen könnten, wenn sie im Laufe ihrer Phylogenie zwar ihre Lebensweise geändert hätten, ohne daß damit eine Änderung der Pharynxanatomie verbunden gewesen wäre. Es war allerdings Keilin in einigen Fällen möglich, selbst innerhalb engerer Gruppen der Dipteren je nach der Lebensweise der betreffenden Arten den Mangel oder das Fehlen der Längsrippen im Pharynx feststellen zu können (14 *b*).

Von *Dacus oleae* besitze ich auch Serien von Schnitten durch Individuen, welche sich gerade in einem frühen Stadium der zweiten Häutung befanden, wo also die Vorbereitung zur Häutung noch nicht so weit vorgeschritten war wie in den an früherer Stelle erwähnten *Calliphora*-Larven. Diese Präparate gaben Gelegenheit, die Entstehung der Längsrippen im Pharynx zu beobachten. Die alte Cuticula hatte sich schon abgehoben, aber eine neue war noch nicht gebildet, sondern die Hypodermis war nur verdickt und zeigte eine Anzahl längsverlaufender Hohlgänge, die aber gegen das Lumen des Pharynx noch vollständig abgeschlossen waren. Es entstehen also die Längsrippen ganz ähnlich, wie Holmgren (13, pag. 354) dies aus dem Vergleiche mit den Cuticularbildungen im Pharynx der *Phalacrocera*-Larven theoretisch erschloß; es bilden

sich nämlich langgestreckte Hohlräume oder Kanäle im Innern der noch nicht zu Chitin umgewandelten Matrix, und durch Aufbrechen der oberflächlichen Wand dieser Kanäle in das Pharynxlumen gewinnen sie die Kommunikation mit dem letzteren. Die Zwischenwände der Kanäle werden zu den Längsrippen, bzw. zu deren unpaaren Schenkeln (Säulen nach Holmgren), die Reste der längs der Kanäle durchbrochenen Innenwand aber bilden die paarigen Schenkeln der T-Rippen, wie man die Längsrippen wegen ihres Querschnittbildes benannt hat. Die Längsrippen entstehen also durch Lückenbildung im Matrixgewebe vor dessen teilweiser Umbildung in Cuticularsubstanz, nicht aber durch Faltenbildung. Eine Zusammensetzung der „Säulen" aus zwei Chitinlamellen aber, wie dies aus dem direkten Vergleiche mit *Phalacrocera* angenommen werden könnte, findet nicht statt.

3. Alliumparasit.

In der Umgebung von Wien wird bereits seit Jahren von verschiedenen Entomologen eine blattminierende Dipterenlarve an wildem Knoblauch beobachtet, deren Aufzucht bisher nicht gelungen ist und welche daher zur Zeit auch noch nicht sicher bestimmt werden konnte. Die Larve dieses Alliumparasiten, wie wir diese Diptere kurz benennen wollen, zeichnet sich im letzten Stadium durch mächtige paarige Mundhaken aus, die an ihrer ventralen Kante mit sägeähnlichen Zähnen versehen sind. Diese Eigentümlichkeit und die Verlängerung des letzten Segmentes zu einem sich verjüngenden Stigmenrohre von etwas mehr als $^7/_{10}$ *mm* Länge sind die äußerlich auffälligsten Merkmale dieser Larve. Vor der Mundöffnung liegt ein Kranz kurzer Chitinbörstchen. Ein Dorsalwulst ist zwar vorhanden, aber nur sehr schwach ausgebildet. Er ist bis an sein vorderes Ende paarig und besteht aus zwei Längsleisten (Fig. 34, *dw*), zu deren Seiten sich nach hinten Einsenkungen der Haut bilden, in welchen die Vorderenden der paarigen Mundhaken gelegen sind. Letztere liegen nur mit ihrem vordersten Ende frei in diesen Mundhakentaschen und treten bald mit der Mundhöhlenwandung in Verband (Fig. 35, *mh*); ihre Matrixzellen sind dorsal angelagert und ragen relativ nur wenig tief in die chitinösen Mundhaken hinein.

Die beiden Mundhaken des Alliumparasiten zeigen im letzten Larvenstadium in ihrem vorderen Teile einen fast bilateral-symmetrischen Bau, der nur dadurch gestört wird, daß die innere Fläche der Mundhaken stärker chitinisiert ist, daß ferner der inneren Fläche

der beiden Mundhaken die hinteren Schenkel des Dorsalwulstes ansitzen (Fig. 35, *dw*), und die an der ventralen Kante der Mundhaken befindlichen Zähne asymmetrisch gelagert sind. Bei Betrachtung der Larve von der Ventralseite sieht man an Totopräparaten die vorderste Spitze der Mundhaken zu einem gekrümmten Zahn umgebogen, der annähernd in der Mittellinie jedes Mundhakens gelegen ist. Außer diesem Terminalzahn finden sich aber noch weitere, und zwar zunächst ein Paar Zähne, die unmittelbar hinter dem Terminalzahn und neben einander gelegen sind, wogegen die übrigen Zähne durchwegs auf der Außenseite der Ventralkante der Mundhaken, also in einer asymmetrischen Läge sitzen. Die Gesamtzahl der Zähne der Mundhaken scheint wechselnd zu sein. Der Dorsalwulst erreicht nie eine besondere Entfaltung, insbesondere seine den Mundhakentaschen zugewandte Außenseite ist nie übermäßig stark entwickelt; die Furche, welche die beiden Schenkeln des Dorsalwulstes trennen, ist spitzwinkelig und geht durch allmähliche Verflachung der Dorsalwulstschenkeln in die Mundhöhle im engeren Sinne über. Die Trennung zwischen letzterer und den Mundhakentaschen ist unvollständig und ich würde überhaupt nicht von Mundhakentaschen sprechen, wenn sich nicht die Verhältnisse bei dem Alliumparasiten doch auch auf die Verhältnisse anderer cyclorhapher Dipterenlarven zurückführen ließen, wo wir die Mundhakentaschen deutlich ausgeprägt gefunden haben z. B. bei *Calliphora*, während bei *Sarcophaga* und noch mehr bei *Dacus* bereits eine Reduktion der Bildung des Dorsalwulstes und damit im weiteren Gefolge auch der Mundhakentaschen stattfindet, die beim Alliumparasiten am auffälligsten wird.

Die Unterlippe ist sehr schmal und an ihrer Dorsalfläche zum Teile mit einem ziemlich kräftig entwickelten Unterlippenstück bedeckt. Die Mundhaken sind mit ihren sog. Stützplatten zu einheitlichen Stücken vereinigt, auch hintere Mundwinkelstücke sind nicht gesondert vorhanden, da die Mundhaken selbst bis in die Zone der Verwachsung der Unterlippe mit der Körperwand reichen und scheinbar auch jene Partie inkorporiert haben, die wir bei *Calliphora* als die hinteren Mundwinkelwülste bezeichnet hatten. Hintere Mundwinkelrinnen sind in bescheidenem Ausmaße entwickelt und liegen der Außenseite der ventralen Hinterecken der Mundhaken an. Die Mundhaken verbinden sich überdies hinter der Basis der Unterlippe mit einander durch eine in der ventralen Körperdecke gelegene Chitinspange (Fig. 36. *vb*). Eine solche Verbindungsspange der paarigen Mundhaken wurde von De Meijere bei *Callo-*

myia amoena Meig. beschrieben (19 *c*, pag. 226). Eine dorsale Halsspange ist vorhanden, desgleichen ein Halsstück (Fig. 36, *hst*), bestehend aus zwei mächtigen Seitenteilen und einer dicken (hinteren) ventralen Halsspange; das Halsstück inseriert mit seinem Vorderrande an den beiden Mundhaken, und zwar etwas vor deren hinterem ventralen Ende. Dorsal vom Halsstück liegt im Frontalsack ein einziges Paar Frontalsackspangen, die aus den Cephalopharyngealplatten entspringen. Die Seitenteile des Halsstückes gehen direkt in die beiden Cephalopharyngealplatten über, die dorsal vorne durch eine dunkle Chitinbrücke verbunden sind und sich nach hinten in Gestalt zweier Paare ungeteilter Chitingräten fortsetzen, welche aus helleren, aber ziemlich dicken Chitinplatten bestehen. Die ventralen Gräten erscheinen etwas länger als die dorsalen. Die ventrale Pharynxwand hat keine Längsrippen, ihre Cuticula besteht aus einer basalen, mehr homogenen Schichte, der wenigstens in dem hinteren Pharynxabschnitte eine oberflächliche Cuticularschicht aufgelagert ist, welche in Querschnitten rundliche Räume aufweist, die auf längsverlaufende, aber unregelmäßige Gänge zurückzuführen sind. Diese Räume der Cuticula, welche vom Pharynxlumen durch eine kontinuierliche Chitinmembran gesondert sind, stellen ein Rudiment der Anlage von Längsrippen dar (Fig. 39).

Besondere Mächtigkeit weisen die Randverdickungen der seitlichen Cuticula des Pharynx auf, die sich etwas hinter der Trennungsstelle des letzteren vom Frontalsacke finden. Diese Verdickungen (Fig. 38, *pp*) beschränken sich zwar nur auf den dorsalen Teil der seitlichen Pharynxwandung, ragen aber vermöge ihrer Dicke und des Mangels eines allmählichen Überganges über die nicht so verdickten ventralen Teile der seitlichen Pharynxwände seitlich stark vor; nach hinten aber werden diese Verdickungen durch eine ventrale und eine dorsale Furche von der Cuticula des eigentlichen Pharynx abgelöst und erscheinen in den Querschnitten (Fig. 39, *pp*) als dem Pharynx seitlich angelagerte parapharyngeale Platten, die wir, wenn auch in schwächerer Ausbildung, bereits bei der verpuppungsreifen Larve von *Calliphora* vorgefunden haben. In dem hinteren Teile der parapharyngealen Platten verbindet sich die Hypodermis der letzteren mit dem Frontalsackepithel (Fig. 39, *fp*), wodurch auch bei Alliumparasiten wiederum indirekt eine Verwachsung zwischen der Hypodermis des Frontalsackes und des Pharynx hergestellt wird, welche Wiederverbindung anscheinend regelmäßig bei den Larven der *Schizophora* zu finden ist, während sie bei *Eristalis* fehlt. Sie wurde bisher noch nicht beobachtet. Eine

chitinöse Vereinigung der Skeletteile, bzw. der Cuticula des Pharynx und Frontalsackes aber findet in dieser Region bei keiner der untersuchten Larven statt, und würde ja auch ein Hindernis für die Ausstoßung des Cephalopharyngealskelettes bei der Häutung bilden. An den Enden der parapharyngealen Platten ist beim Alliumparasiten deren Hypodermis mit dem seitlichen Pharynxepithel verwachsen, die Cuticularbildungen selbst, d. h. also die parapharyngealen Platten sind aber an ihrem Hinterende frei, und allseits von ihrer Matrix umschlossen. Die parapharyngealen Platten dienen einer größeren Zahl von Muskeln als Angriffspunkt. Eine weitere Eigentümlichkeit des Alliumparasiten ist die bedeutende Zunahme des Umfanges des Cephalopharyngealapparates in dessen hinteren Abschnitten, wie dies aus dem Vergleiche der Fig. 37 und 39 ohne weiteres hervorgeht, die beide mit der nämlichen Vergrößerung gezeichnet sind.

Erwähnt sei noch, obwohl zum Thema dieser Arbeit nicht gehörig, die ungemein mächtige Ausbildung der chitinösen Hypodermisfibrillen, welche einen Rückziehmuskel an einer ventralen sackförmigen Hauteinstülpung befestigen, die etwa in der Region des Halsteiles des Kopfatriums beginnt und nach hinten etwa bis in jene Region sich erstreckt, wo die ventralen Gräten sich an ihrer dorsalen Kante zu verdicken beginnen. Diese Hauteinstülpung stellt ein in Querschnitten dorsoventral abgeplattetes Säckchen dar, dessen Hypodermis eine dicke Cuticularschichte abgesondert hat, so daß das Lumen fast ganz damit erfüllt erscheint und nur undeutlich als ein schmaler Spalt erkannt werden kann. Ein ähnliches Hautsäckchen scheint Wandolleck bei *Platycephala planifrons (F.)* beobachtet zu haben (34, pag. 8 und Textfigur 3). Auch bei *Calliphora* und bei *Dacus* sind solche ventrale Hauteinstülpungen vorhanden, die Muskeln als Ansatzstelle dienen. Speziell bei dem Alliumparasiten verdiente diese Bildung ein näheres Studium ob der Mächtigkeit der sehnigen Hypodermisfibrillen.

4. Allgemeines.

Banks (3, pag. 15) hat den Versuch unternommen, die Larven einer Anzahl cyclorhapher Dipteren nach ihren Merkmalen zusammenzuordnen und wenigstens für einige systematische Gruppen dieser Larven eine analytische Bestimmungstabelle zusammenzustellen. Für diesen Zweck wird in einem Falle auch die Beschaffenheit des Cephalopharyngealskelettes, bzw. der Mundhaken herangezogen; Banks glaubt, daß sich die Larven der Muscidae *(Musca,*

Pseudopyrellia, Lyperosia, Stomoxys, Mesembrina) von jenen der Sarcophaginen, Calliphorinen, der Muscinagruppe, Homalomyiagruppe, der Anthomyiden, Trypetiden, Ortaliden, Sepsiden und Drosophiliden durch den Besitz nur eines Mundhakens unterscheiden, der aus der Verschmelzung der paarigen Mundhaken hervorgegangen sei. Da speziell für *Musca domestica L.* dieses abweichende Verhalten von BANKS als charakteristisch angegeben wird und auch HEWITT (12, pag. 524) von einem „median uncinate sclerite" der ausgewachsenen Larve von *Musca domestica* spricht, und denselben mit LOWNES „labrum", also mit dem Medianzahn des ersten Larvenstadium identifiziert, so war diesbezüglich eine Nachuntersuchung nötig. Leider war es mir bisher nicht möglich, selbst Larven von *Musca* zu züchten, aber es wurde mir ermöglicht, einige *Musca domestica*-Larven aus der Sammlung BERGENSTAMM, welche im Besitze des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien sind, zu untersuchen, und sei für dieses Entgegenkommen auch an dieser Stelle der Dank ausgedrückt. Wenn diese Larven auch nicht für histologische Untersuchungen geeignet waren, so konnte ich doch an in Kalilauge gekochten Individuen leicht das Bezügliche konstatieren und bin so in der Lage, die BRAUERsche Angabe (5*b*, pag. 34) zu bestätigen, daß auch diese Art zwei Mundhaken besitzt, daß aber einer derselben (Fig. 29, *mh*) etwas kürzer und bedeutend schwächer gebaut ist als der zweite, beide mit ihren Enden ziemlich eng aneinander liegen und daher leicht das Vorhandensein des zweiten Mundhakens übersehen werden kann. Ob *Musca* einen nur schwach ausgebildeten Dorsalwulst besitzt, wie nach der engen Nachbarschaft der beiden Mundhaken vermutet werden könnte, konnte ich an diesen Kalilaugepräparaten nicht konstatieren; eines dunkleren nagelförmigen Chitinstückes scheinen sie jedenfalls zu entbehren, da dieses an den Mazerationspräparaten sich hätte erkennen lassen müssen.

Für die mit *Musca* immerhin nahe verwandte Gattung *Muscina* hat BANKS selbst bereits das Vorhandensein paariger Mundhaken konstatiert. Ich selbst hatte einmal Gelegenheit, Larven von *Muscina (Cyrtoneura) stabulans Fall.* zu züchten, und kann die bezüglichen Angaben von BANKS über die Mundhaken bestätigen. Da also sowohl *Musca* als auch *Muscina* paarige larvale Mundhaken besitzen, erscheint der Larvenbau beider nicht so von einander abweichend, wie BANKS geglaubt hatte.

Da meine Präparate der *Muscina*-Larven nicht die wünschenswerte Güte haben, muß ich von einer vollständigen Untersuchung

absehen und beschränke mich hier darauf, noch zu bemerken, daß auch *Muscina* im dritten Larvenstadium einen Dorsalwulst hat, der allerdings nur schwach ausgebildet ist und etwas modifiziert zu sein scheint. Auch sonst zeigt das Skelett des Cephalopharyngealapparates von *Muscina stabulans Fall.* einige Abweichungen von jenen Typen, die wir bisher kennen gelernt haben, doch vermochte ich selbe an meinen Präparaten nicht mit genügender Deutlichkeit zu erkennen.

Wie Banks hat auch Hewitt den zweiten Mundhaken von *Musca domestica* übersehen. Möglicherweise ist Banks zu seiner irrtümlichen Darstellung bloß dadurch verleitet worden, daß er nur erste Larvenstadien von *Musca* gesehen und untersucht hat, und also den Medianzahn für ein Verschmelzungsprodukt der paarigen Mundhaken gehalten hat. Banks (3, pag. 36) begnügte sich betreffs der Unterschiede im Bau des Cephalopharyngealskelettes der drei Entwicklungsstadien der cyclorhaphen Dipterenlarven auf die Bemerkung: „In the first larval stage this skeleton ist formed of very slender pieces, only narrowly connected, but in the second and third stages the parts broaden, especially the lateral plates.“ Die von Banks ausgeführte Unterscheidung der *Musca*-Larven auf Grundlage der Zahl der Mundhaken von den übrigen cyclorhaphen Dipterenlarven wird für alle Fälle hinfällig. Eine Bestimmungstabelle dieser Larven muß entweder auf alle drei Larvenstadien Bedacht nehmen, oder sich ausdrücklich auf ein bestimmtes Stadium beschränken und in letzterem Falle möglichst die Mittel an die Hand geben, durch welche man dieses Stadium sicher erkennen kann. Davon sind wir im allgemeinen noch weit entfernt. Erst in den letzten Jahren hat man wenigstens die an Totopräparaten leichter sichtbaren Charaktere bei den einzelnen Stadien einiger Arten, insbesondere solcher Fliegenlarven, die in Arthropoden parasitieren, festgestellt, während für die in Vertebraten parasitierenden Gattungen und Arten bereits seit längerem Einiges bekannt ist. Bei den nicht in Tieren schmarotzenden Gattungen bzw. Arten sind wir zum größten Teil noch wenig über die Charaktere der einzelnen Larvenstadien orientiert. Diese Lücke unseres Wissens findet ihre Erklärung vor allem in dem Umstande, daß es oft sehr umständlich und schwierig ist, diese Larven aus dem Ei zu ziehen und bis zum letzten Stadium zu züchten, welche Methode in vielen Fällen allein die Mittel zum Studium der Larvenentwicklung an die Hand gibt.

Aus den vorhandenen Schilderungen geht klar hervor, daß das Cephalopharyngealskelett der *Schizophora* eine gewisse Einförmig-

keit aufweist, und auch jenes der *Aschiza* zeigt vielerlei Übereinstimmungen damit. Es ist in vielen Fällen möglich, auf Grund der vorhandenen Beschreibungen und Abbildungen die dargestellten Teile des Cephalopharyngealskelettes anderer cyclorhapher Dipterenlarven mit den vorbeschriebenen Teilen des Cephalopharyngealskelettes zu homologisieren. Allerdings werden sehr häufig gewisse Teile des Skelettes nicht als gesonderte, sondern als mehr oder minder zusammenhängende Stücke dargestellt, was in den meisten Fällen auf ungenügende Analyse der Teile zurückgeführt werden kann.

Immerhin haben wir im Vorstehenden bereits Chitingebilde verschiedener Larvengattungen erwähnen müssen, die wir zurzeit noch nicht mit Skeletteilen der Calliphoralarve und anderer genauer bekannter Larven identifizieren können. Wie weit dies möglich wäre, müßte eine Nachuntersuchung lehren. Es ist auch sicher, daß es sich in manchen Fällen um spezielle Modifikationen handelt, die bei *Calliphora* kein Homologon finden. Als noch ungenügend aufgeklärte Skelettbildungen möchte ich folgende speziell nennen: Das durch De Meijere beschriebene bogenförmige Stück von *Hydromyza livens* (19 *a*, pag. 35), der durchlöcherte Bügel, welchen Vogler (32 *b*, pag. 290) als der dorsalen Verbindungsbrücke der beiden Cephalopharyngealplatten von *Limosina ciliosa Rond.* vorgelagert beschrieben hat, und der im Frontalsack gelegen zu sein scheint, die Teile des Halsstückes von *Ocyptera brassicaria F.* (siehe Nielsen 23 *a*, pag. 78), die vielleicht durch mächtige Entwicklung der vorderen ventralen Halsspange erklärt werden können, die eigentümliche Form des Cephalopharyngealskelettes von *Digonochaeta setipennis Fall.* (insbesonders erstes Stadium) (Nielsen 23 *c*, pag. 237—241), usf.

Von den Schwankungen des Baues des Cephalopharyngealskelettes verschiedener Gattungen der cyclorhaphen Dipterenlarven sei besonders auf die variierende Gestalt und Dimension der Mundhaken, des Halsstückes, der vorderen ventralen Halsspange und der beiden Grätenpaare hingewiesen. Das Fehlen mancher Skeletteile in den Beschreibungen von Larven gewisser Gattungen dürfte öfter auch auf mangelhafte Beobachtung zurückzuführen sein.

Sehr kompliziert erscheint nach den Untersuchungen Trägardhs (27) das Cephalopharyngealskelett von *Ephydra riparia Fall.* und von *Anthomyia spreta Meig.* in den einzelnen Entwicklungsstadien; es müßte erst eine genaue Untersuchung dieser Formen an guten Schnittserien endgültigen Aufschluß über die Morphologie mancher dieser Skelettbildungen bringen. Auf die besonderen Verhältnisse der *Pupipara* sowie der *Oestrinae, Gastrophilinae* und *Hypo-*

derminae ist hier nicht spezielle Rücksicht genommen. So haben nach den Beschreibungen von Brauer (5 *a*, pag. 61 und 5 *b*, pag. 36) und Guyot (10, pag. 195, 197) die Larven von *Gastrophilus* im zweiten und dritten Stadium außer den beiden paarigen Mundhaken noch ein Paar „Kiefern".

Von den *Cyclorhapha aschiza* zeigen manche Familien an die *Schizophora* in bezug auf den Bau der larvalen Mundorgane deutliche Anklänge. *Phora* wurde erst vor kurzem durch Keilin (14 *a*) untersucht und weist nach dessen Befunden paarige Mundhaken und auch andere Skelettbildungen auf, die sich zum Teile mit Stücken des Cephalopharyngealskelettes der *Schizophora* homologisieren lassen. Die *Eristalinae* weichen von den *Schizophora* besonders durch den Umstand ab, daß sie der Mundhaken entbehren; die halbkugeligen Cuticulaschalen, welche die larvale Mundhöhle von *Eristalis* auskleiden, sind nicht als Homologa der paarigen Mundhaken zu betrachten, sondern der Cuticularbildung der ganzen larvalen Mundhöhle homolog, von der die paarigen Mundhaken nur einen gewissen Teil darstellen.

Im übrigen ist der Bau des Cephalopharyngealskelettes der *Aschiza* mannigfaltiger als die bezügliche Organisation der *Schizophora*, bedarf aber noch vielfach weiterer Erforschung, sind wir doch nicht einmal über die Einzelheiten des Cephalopharyngealskelettes beispielsweise der *Syrphus*-Larven unterrichtet (vgl. 31).

III. Über den Bau des Frontalsackes.

Der Frontalsack ist eine dorsale Einstülpung am Kopfatrium und erweitert sich an seinem Hinterende zu den Imaginalanlagen des Kopfes. Weismann hat bei *Calliphora* selbe als an die hintere Schlundwand angeheftet beschrieben und läßt sie aus paarigen Teilen bestehen, die nur durch ein indifferentes Band vorne verbunden seien (35 *b*, pag. 244). Lowne hat (bei *Calliphora*) bereits erkannt, daß die Imaginalscheiben des Kopfes in einem Sacke liegen, der an der Dorsalseite des Medianzahnes in die Mundhöhle einmündet (18, pag. 41, Fig. 7), nahm aber an, daß dieser Sack in der ausgewachsenen Larve innerhalb einer gewissen Region zu einem soliden epithelialen Gewebe werde (Cephalopharyngealband 18, pag. 79, 80), welches vom Vorderrande des Weismannschen „Ringes" bis an die „Cornua des Cephalopharynx" reiche und so die Kopfimaginalanlagen trage. Vom vorderen Abschnitte des Frontalsackes hat Lowne nur wenige sehr schematische Schrägschnittbilder gegeben, die eine Orientierung sehr erschweren.

Pantel (24, Pl. II, Fig. 30—34, pag. 89 ff.) schildert den Frontalsack von *Thrixion* in seinem vordersten Teile als paarige getrennte Faltenbildungen, die erst weiter hinten durch eine hypodermale Membran verbunden würden. Wandolleck beschreibt den Frontalsack von *Platycephala* vorne als unpaar, läßt aber nach hinten die Matrix der dorsalen Chitingräten in der Medianlinie auseinanderweichen, wobei sich zwischen ihren oberen inneren Rändern eine feine Verbindungshaut spanne, die Kerne führe und zur dorsalen Herzwandung werde (34, pag. 14, 15).

Ich selbst beschrieb den Frontalsack von *Eristalis* als einen unpaaren Sack, der also in der dorsalen Medianlinie nicht unterbrochen sei (33, pag. 45, 46), Giacomini aber als einen vorne unpaaren Sack, der nach hinten durch zwei Stiele mit den Augenscheiben verbunden sei (7, pag. 59, 60). Holmgren fand im Querschnitte den Frontalsack von *Musca* in der dorsalen Medianlinie unterbrochen, und bildet ihn im Längsschnitte als Einstülpung der larvalen Mundhöhle ab (13, Fig. 9, 10 und pag. 350). Nach Hewitt bestünde der Frontalsack von *Musca* aus zwei lateralen Hälften, die nur durch eine „accomodating membrane" verbunden seien (12, Pl. 31, Fig. 17, 18); andrerseits sollen vorne die beiden Cephalopharyngealgräten dorsal durch einen Skleriten verbunden sein (pag. 524). Nach Beckers Zeichnungen (Anthomyia, Gastrophilus) wäre der Frontalsack unpaar (4, Taf. 19, Fig. 21—23), nach Andries sind (bei *Microdon*) die seitlichen Hälften des Frontalsackes in der dorsalen Medianlinie weit getrennt (2, pag. 335, Textfigur 11); Vaney (28 *a*, pag. 27, 28) beschreibt den Frontalsack von *Gastrophilus* als zwei lange Stiele, die bis an das Gehirn reichen, bildet aber andrerseits einen Querschnitt durch den Pharynx und Frontalsack aus jener Region ab, wo diese beiden Organe bereits lateral voneinander getrennt sind, und zeichnet in diesem Querschnitte die beiden seitlichen Hälften des Frontalsackes in der Medianlinie durch eine kompakte Zellmasse verwachsen (28 *a*, T. I, Fig. 9).

Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien an *Volucella* nahm Künckel D'Herculais (15 *a*, pag. 152) an, daß die Histoblasten der Augen sich erst kurze Zeit vor der Metamorphose in der Medianlinie vereinigen und vermittelst einer membranösen Partie in Relation mit den Antennenanlagen treten; den Frontalsack selbst hat er nicht beobachtet. Van Rees hat die Kopfentwicklung während der postembryonalen Zeit am eingehendsten, und zwar an *Calliphora* studiert und erklärte den Frontalsack („Schlund"

genannt) als eine unpaare Bildung, während die anhängenden Imaginalscheiben des Kopfes nur an ihrer vordersten Spitze, wo die „Stirnscheiben den Schlund berühren", miteinander in Verbindung stünden, ohne daß sich die Lumina miteinander und mit dem Lumen des „Schlundes" in offener Kommunikation befänden (29, pag. 43). Erst während der ersten Postembryonalzeit werde diese Kommunikation hergestellt, schließlich sollen kurz vor der Ausstülpung des Kopfes die ganzen Imaginalanlagen des letzteren einen einheitlichen, also unpaaren Sack bilden.

In diesen und anderen Angaben (z. B. Miall's über *Eristalis*, 20), die sich zum Teil nur auf einzelne Schnitte durch die Frontalsackregion beziehen, häufig ohne den Gesamtverlauf desselben zu verfolgen, liegen scheinbare Widersprüche, so daß die Frage zu erörtern ist, in welchem Ausmaße der Frontalsack als eine unpaare Bildung betrachtet werden kann, und welche Teile desselben vielleicht als paarige zu bezeichnen sind, ferner wie die Membran zu deuten ist, die sich manchmal an der Dorsalseite des Frontalsackes vorfindet.

Daß die Wurzel des Frontalsackes, sein Ursprung aus dem Kopfatrium unpaar ist, haben wir bereits für alle drei Larvenstadien von *Calliphora* eingangs festgestellt. Diese Eigentümlichkeit ist bei allen cyclorhaphen Dipterenlarven zu finden, bei welchen die beiden Cephalopharyngealplatten dorsal miteinander durch eine Chitinbrücke verbunden sind, wie es für zahlreiche Gattungen und Arten bereits beschrieben wurde; es erhellt dies aus der Erwägung, daß das Cephalopharyngealskelett bei den Häutungen der Larve und bei der Verpuppung aus dem Körper herausgezogen wird, und dies nur im Wege eines unpaaren, kontinuierlich durch die Medianlinie laufenden Anfangsteiles des Frontalsackes erfolgen könne, da sonst jene dorsale Chitinbrücke ein Hindernis bilden würde.

Da aber die beiden Cephalopharyngealplatten nur in relativ geringem Ausmaße dorsal miteinander chitinös verbunden sind, ist theoretisch die Möglichkeit gegeben, daß auch die Hypodermisschichte des Frontalsackes oder dessen Lumen an der dorsalen Medianlinie nach hinten eine Unterbrechung erfährt.

Wir wollen zunächst den Alliumparasiten einer diesbezüglichen Untersuchung unterziehen, der sehr klare Bilder in den Schnittpräparaten gibt.

Auch bei dieser Dipterenlarve ist die Wurzel des Frontalsackes eine unpaare sackartige Einstülpung des Kopfatriums, die

genau so wie bei *Calliphora* und bei *Eristalis* lateral mit dem Kopfatrium bzw. dem Pharynx verbunden ist. Dadurch erscheint auch bei dieser Art in den vordersten Querschnitten des Frontalsackes ein Raum allseits begrenzt, den wir als suprapharyngealen Raum bezeichnet haben. Wenn wir aber bei Verfolgung der Schnittserien von vorne nach rückwärts in die Region hinter den dorsalen Verbindungsbogen der beiden Cephalopharyngealplatten gelangt sind, sehen wir, daß nicht nur die Cuticularbildungen des Frontalsackes in der dorsalen Medianlinie eine Unterbrechung erfahren, sondern daß auch eine Unterbrechung in dem kontinuierlichen Verlaufe des inneren und äußeren Epithels des Frontalsackes von der einen Seite zur anderen stattfindet. Wir finden in solchen Schnitten, daß die oberen Ränder des paarig erscheinenden Frontalsackes ziemlich weit klaffen und deren äußeres Epithel jederseits direkt in das innere Epithel sich umschlägt, die dorsale Kante der Cephalopharyngealplatten überziehend. Der Frontalsack ist also in der dorsalen Medianlinie unterbrochen und der suprapharyngeale Raum kommuniziert infolgedessen in dieser Region durch eine Öffnung dorsal mit der Leibeshöhle und ist von ihr auch durch keine Membran getrennt. Die Bilder sind diesbezüglich in meinen Schnittpräparaten vollständig klar und lassen keinen Zweifel walten, weder in Querschnittserien noch in Längsschnittserien. Wir werden diese Öffnung, welche die Doppelwand des Frontalsackes dorsal durchbohrt, als Frontalsackspalte (Fig. 37, *fst*) bezeichnen. Sie hat nicht übermäßig große Längsausdehnung, denn wir sehen schon nach kurzem Intervall in den Querschnitten wieder die Dorsalränder der Frontalsackhälften aneinander stoßen. In einer Schnittserie zählte ich z. B. bei einer Schnittdicke von 8 μ nur 7 Querschnitte, in denen die beiden seitlichen Hälften des Frontalsackes dorsal völlig voneinander getrennt waren. Auch in Längsschnitten erscheint die Frontalsackspalte als ein deutlich ausgebildeter, aber nur enger Porus. Die Wiedervereinigung beider Frontalsackhälften erfolgt etwa in der Region, wo die Cephalopharyngealplatten in die beiden Grätenpaare übergehen, wo also in den Querschnitten der Frontalsack sich von dem Pharynx loslöst. An der medianen Verwachsungsstelle der beiden Frontalsackhälften vereinigt sich wieder die äußere Hypodermisschichte der einen Hälfte mit jener der anderen und ebenso die innere Matrixschichte mit derjenigen der Gegenseite; während aber die äußere Hypodermisschichte in der dorsalen Medianlinie eine dünnere Epithellage bildet, sind die Zellen der inneren Schichte zwar auch einschichtig angeordnet, schieben

sich aber in der Medianlinie in weiterer Ausdehnung aneinander und bilden so einen Pfropf (Fig. 39), der sich zwischen die dorsalen Enden der Frontalsackgräten einschiebt und oftmals selbst die äußere Hypodermis vor sich ausbuchtet. Zu einer Vereinigung der Cuticularbildungen des Frontalsackes kommt es in der Medianlinie nicht mehr. Der Frontalsack zieht in der beschriebenen Beschaffenheit dorsal vom Pharynx bis an dessen Hinterende und noch ein Stück darüber hinaus. Wenn man den Frontalsack in der Region hinter den Hinterenden der beiden dorsalen Chitingräten betrachtet, ist keinerlei Andeutung eines paarigen Baues oder einer paarigen Anlage mehr zu erkennen, die dorsale oder äußere Wand ebenso wie die ventrale oder innere Wand desselben verlaufen kontinuierlich durch die Medianpartie und legen sich mit ihren Oberflächen ziemlich eng aneinander; doch ist die Grenze beider Epithelien, besonders in den seitlichen Teilen, stets deutlich markiert. In dem Frontalsack tritt weiter rückwärts wiederum ein Lumen auf, an dessen Ventralseite das Epithel imaginalscheibenartig verdickt ist (Fig. 40 *im*); bald dehnt sich dann dieses Lumen über die ganze Breite des Frontalsackes aus. Es enthält daher dieser unpaare Teil des Frontalsackes einen einheitlichen Hohlraum, der in zwei Blindsäcke nach rückwärts ausgezogen ist, in welchen die großen Imaginalscheiben der Augen (Fig. 41, 42, *a*) gelegen sind. Selbst diese sind manchmal in ihren vordersten Querschnitten noch median durch ein doppeltes, inneres und äußeres Epithel verbunden, das als Fortsetzung des inneren und äußeren Epithels des Medianteiles des Frontalsackes erscheint; in ihrer überwiegenden Ausdehnung aber sind sie in Querschnitten median nicht mehr durch eine hypodermale Bildung des Frontalsackes verbunden, da dieser mit seiner Medianpartie etwa dort endet, wo diese großen Imaginalscheiben beginnen. Sehr häufig sind daher diese letzteren auf allen Querschnitten als in paarigen Ausstülpungen des Frontalsackes gelegene Zellverdickungen zu erkennen. In die Imaginalanlagen der Augen tritt hinten jederseits ventral und innen ein Nerv ein, welcher aus der Seitenfläche der Gehirnlobi entspringt und bereits von mehreren Autoren als die primäre Verbindung der Augenscheiben und des larvalen Gehirnes beobachtet und beschrieben wurde (vgl. z. B. Viallanes, 30, pag. 276 ff.).

Auch bei *Dacus oleae* erscheint in der Region hinter dem dorsalen Verbindungsbogen der beiden Cephalopharyngealplatten eine Umordnung der Epithelien des an seiner Wurzel unpaaren Frontalsackes, die nun nicht mehr von einer Seite zur anderen verlaufen;

es biegt vielmehr das äußere Epithel jeder Frontalsackhälfte an der dorsalen Medianlinie um und geht in das innere Epithel derselben über (Fig. 31). Aber eine eigentliche Frontalsackspalte konnte ich bei *Dacus oleae* nicht finden, da die Epithelbekleidung der beiden dorsalen Kanten der Cephalopharyngealplatten, bzw. der beiden dorsalen Gräten in der Medianlinie fast aneinander stoßen und hier miteinander durch eine Plasmabrücke verbunden sind. Auch in Längsschnitten ist eine Frontalsackspalte nicht erkennbar. In der Medianlinie ist zwischen den beiden Frontalsackhälften eine dorsale, längsverlaufende Furche erkennbar, welche die Randzellen des äußeren Epithels des Frontalsackes trennt, und deren Boden die erwähnte Verbindungsbrücke der beiden Frontalsackhälften bildet, die schon dem inneren Epithel des Frontalsackes angehört. Diese dorsale Furche ist aber nur im vorderen Teile deutlicher erkennbar, nach hinten wird sie meist bald durch vollständiges Aneinanderrücken der Randzellen des äußeren Frontalsackepithels immer mehr verengt und verschwindet schließlich. Die Plasmabrücke aber, welche die beiden seitlichen Hälften des Frontalsackes verbindet, findet nach hinten eine Fortsetzung in einem Zellpfropf des inneren oder ventralen Epithels des Frontalsackes, welcher sich in ähnlicher Weise zwischen die dorsalen Kanten der beiden Frontalsackgräten drängt, wie bei dem Alliumparasiten (Textfigur *G*, 1). Dieser Zellpfropf nimmt allmählich nach hinten eine mehr oder minder deutliche, bilateral symmetrische Zweischichtung der Zellen an und ist in der Medianlinie mit dem dorsalen oder äußeren Epithel des Frontalsackes verwachsen. Erst etwa in der Region des hinteren Endes der Frontalsackgräten verlaufen wiederum das innere und äußere Epithel des Frontalsackes voneinander getrennt, kontinuierlich von einer Seite des Frontalsackes durch die Medianlinie nach der anderen Seite (Fig. 32, *fr*). Wir finden nun ähnlich wie beim Alliumparasiten, aber nur für eine sehr kurze Strecke, einen unpaaren Sack in den Querschnitten und es liegen dorsale und ventrale Wand dieses Sackes einander insbesondere in den mittleren Partien sehr eng an. In den seitlichen Partien ist nur ein schmales spaltförmiges Lumen erkennbar. Während aber der Frontalsack beim Alliumparasiten als unpaarer Sack sich bis weit über das Hinterende des Pharynx hinaus erstreckt, trifft dies für *Dacus oleae* nicht zu; er geht bei dieser Art bereits in der Region des Pharynxhinterendes in paarige Blindsäcke über, welche die großen Imaginalscheiben des Kopfes enthalten. Jene vordere und kleinere der Imaginalscheiben des Kopfes, welche wir beim Alliumparasiten noch

im unpaaren Abschnitte des Frontalsackes gefunden haben (Fig. 40, *im*) und die wahrscheinlich die erste Anlage der Antennen darstellt, ist bei *Dacus oleae* von der Imaginalanlage der Augen nicht so deutlich abgetrennt und es sind diese imaginalscheibenartige Verdickungen zur Gänze bereits in den paarigen Blindsäcken gelegen, welche das hintere Ende des Frontalsackes darstellen.

Wir müssen mit der Möglichkeit rechnen, daß sich diese Verhältnisse der Frontalsackepithelien im Laufe der larvalen Entwicklungszeit einigermaßen verändern können. Leider habe ich von den beiden vorbesprochenen Arten nicht das Untersuchungsmaterial gehabt, um dieser Frage näher zu treten. Für *Calliphora* aber konnte ich tatsächlich feststellen, daß gewisse kleinere Veränderungen im Baue des Frontalsackes während der Larvenperiode eintreten.

Bei der Larve des ersten Stadiums von *Calliphora* verhält sich das Epithel in der Region hinter der dorsalen Verbindungsbrücke der beiden Cephalopharyngealplatten ganz ähnlich, wie wir dies soeben für *Dacus* erörtert haben. Auch beim ersten Larvenstadium von *Calliphora* tritt im äußeren oder dorsalen Epithel des Frontalsackes eine Unterbrechung in der dorsalen Medianlinie ein, es kommt aber auch hier nicht zur Ausbildung einer Frontalsackspalte, sondern die dorsalen Randzellen der seitlichen Hälften des Frontalsackes sind durch eine Plasmabrücke mit einander verbunden, die eine ziemliche Dicke besitzt. Auch nach hinten zu setzt sich der Frontalsack in der Form zweier durch eine mediane Brücke verbundener Säckchen fort (siehe Textfigur *D*, 2), denen hinten zwei nur sehr kurze zipfelartige, median getrennte Blindsäcke anhängen. Imaginalscheibenartige Zellverdickungen können im Frontalsack in diesem Stadium nicht wahrgenommen werden.

Bereits im zweiten Larvenstadium sehen wir eine Veränderung in dem Sinne eintreten, daß in der Region hinter der dorsalen Verbindungsbrücke der Cephalopharyngealplatten die epitheliale Verwachsung der beiden seitlichen Hälften des Frontalsackes zu einem membranartig dünnen Häutchen auswächst, das ich als durch laterale Spannung verursachte Streckung der ursprünglich dickeren Plasmabrücke entstanden denke. Nach hinten geht diese feine Membran, deren zellige Beschaffenheit sich mikroskopisch kaum feststellen läßt, bald in eine etwas dickere Verbindungsbrücke über, die bis fast an das hintere Ende des Frontalsackes reicht und dessen beide Hälften verbindet. Auch im dritten Stadium ist ein entsprechendes Verhalten zu konstatieren, die Frontalsackmembran (Fig. 15, *fm*) ist sehr dünn und kernlos und setzt sich nach hinten

als eine lateral kerneführende Verbindungsbrücke der beiden Frontalsackhälften (Fig. 16—18, *fm*) fort. Von jüngeren Individuen des dritten Larvenstadiums unterscheidet sich die verpuppungsreife Larve vor allem durch die Mächtigkeit, mit welcher sich das äußere Frontalsackepithel in seiner dorsalen Partie entwickelt (vgl. Textfigur *A*). Durch diese Verdickung der äußeren Frontalsackwand kommt die Frontalsackmembran tiefer zu liegen und stellt in ihrem vorderen Teile ein in wellenförmige Falten gelegtes Häutchen dar, das Kerne nicht erkennen läßt und in seinem Aussehen an basalmembranartige Bildungen erinnert. Auch in diesem letzten Larvenstadium reicht die Membran in dieser vorbeschriebenen Weise nur durch eine geringe Strecke von der dorsalen Verbindungsbrücke der beiden Cephalopharyngealplatten nach hinten und geht dann in eine zwar viel dickere, aber nur sehr schmale Verbindungsbrücke der beiden einander sehr genäherten Frontalsackhälften über (Textfigur *A*).

Der hintere Frontalsackabschnitt behält während der larvalen Entwicklung seine Zusammensetzung aus zwei in der Medianlinie durch eine Plasmabrücke verbundenen Säckchen bei bis etwa in die Region der hinteren Enden der Frontalsackgräten (Fig. 19). Hier geht der Frontalsack in zwei Blindsäcke über, welche median nicht mehr durch eine Epithelbrücke verbunden sind; es schiebt sich vielmehr zwischen die beiden Säckchen (Fig. 20, *fr*) ein anderes Organ, der vordere Teil des sog. Weismannschen Ringes (*wr*). In Querschnitten ist es oft sehr schwer, die Zellmasse desselben von den angrenzenden Epithelzellen der beiden Frontalsackausstülpungen zu unterscheiden; man könnte leicht glauben, daß die Epithelien der letzteren median durch eine solide Zellmasse gleicher Herkunft verwachsen seien, was aber nicht der Fall ist. Die sich zwischen die beiden Frontalsackhälften schiebende Zellmasse ist vorne ziemlich mächtig (Fig. 20, *wr*), wird aber nach hinten im Querschnitte viel kleiner (Fig. 21, *wr*); erst bedeutend weiter hinten wird sie wieder größer (Fig. 22, *wr*) und geht so in den eigentlichen Weismannschen Ring im engeren Sinne über, welcher mit zwei Ästen das Blutgefäß umgreift (vgl. Fig. 42) und sich ventral wieder unter dem Herzen schließt. Weismann hat daher den vorderen Abschnitt als einen Strang beschrieben, der vom „Ring" gegen den Schlundkopf laufe (35 *b*, pag. 212) und sich vor seiner Anheftungsstelle an der hinteren Wand des Schlundkopfes zu einer herzförmigen Platte erweitere. Lowne benennt diesen Strang Cephalopharyngealband (18, pag. 79) und erklärt ihn als einen Rest der Einstülpung der

procephalen Lobi. (Ähnliche Darstellung auch bei Hewitt, 12, pag. 533.) Ich muß ihn aber als ein von der Frontalsackeinstülpung wohl zu unterscheidendes Organ betrachten, das eine vordere Verlängerung des „Weismannschen Ringes" darstellt. Erst in Querschnitten durch die Region des „Weismannschen Ringes" und dessen vordere Verlängerung finden wir auch das Herz angeschnitten, welches in seinem vorderen Teile nur seitliche Wände und eine dorsale Wand besitzt (Fig. 21, *h*), ventral aber offen ist. Pantel (24, pag. 172, 173) hat bei *Thrixion halidayanum* eine gleiche Beschaffenheit des Herzens konstatieren können. Wandolleck aber hat auch den suprapharyngealen Raum als „vordere Fortsetzung oder den ersten Anfang des Rückengefäßes" bezeichnet, allerdings mit dem Bemerken, daß die eigentlich selbständige Herzdecke erst weiter hinten beginne (34, pag. 14, 15). Es unterliegt keinem Zweifel, daß das aus dem vorderen Herzende austretende Blut im suprapharyngealen Raume weitergeleitet wird, aber dennoch dürfen wir diesen nicht als Herzraum bezeichnen, da seine morphologische und histologische Beschaffenheit nicht dieser Bezeichnung entspricht. Er ist auch durchaus nicht immer mit einer großen Menge von Blutkörperchen erfüllt. Überhaupt vermöchte dieser Umstand die Wandolleckssche Bezeichnung „Herzraum" nicht zu rechtfertigen, da das Blut in der ganzen Leibeshöhle zirkuliert und nicht selten daher an dieser oder jener Stelle der letzteren größere Mengen von Blutkörperchen in den Präparaten angetroffen werden, die durchaus nicht als Teil des Herzraumes betrachtet werden können.

Zur Unterstützung meiner Ansicht, daß die vordere Verlängerung des „Weismannschen Ringes" in keiner näheren genetischen Beziehung zur Einstülpung des Frontalsackes steht, können wir auch die Verhältnisse heranziehen, die beim Alliumparasiten walten. Bei diesem ist der „Weismannsche Ring" nicht zu einem so langen Bande vorne ausgezogen und liegt nur mit dem Hinterrande seines dorsalen Teiles dem Herzen direkt auf, während die vorderste Spitze des „Ringes" oft frei dorsal über dem Herzen liegt und mit den Imaginalscheiben des Kopfes gar nicht in Berührung steht (Fig. 41, *wr*). Auch bei *Dacus oleae* ist die Grenze zwischen dem vorderen Teile des „Weismannschen Ringes" und dem medianen Teil des Frontalsackes bzw. den Imaginalscheiben des Kopfes stets deutlich wahrzunehmen. Bei dieser Art fand ich aber bei verschiedenen Schnittserien abweichende Verhältnisse, indem manchmal ähnlich wie beim Alliumparasiten das Vorderende des „Ringes" weit von der Hypodermis der Imaginalscheiben abstand und daher

eine Verwachsung beider sicher nicht vorhanden war, während bei anderen Individuen der „Weismannsche Ring" vorne verlängert war und bis an das hintere Ende des Medianteiles des Frontalsackes heranreichte, sich also zwischen die Wurzeln der paarigen Blindsäcke des Frontalsackes in ähnlicher Weise einschob, wie bei *Calliphora*. Im letzteren Falle aber waren bei der *Dacus*-Larve „Weismannscher Ring" und Frontalsackepithel stets leicht an ihrem färberischen Verhalten und an ihrer Zellstruktur zu unterscheiden, was bei *Calliphora* nicht stets mit der gleichen Sicherheit möglich ist, bei welcher Art auch die Verwachsung der vorderen Verlängerung des „Weismannschen Ringes" mit dem Frontalsackepithel am innigsten ist.

Auch bei *Calliphora* werden im dritten Larvenstadium in den hinteren paarigen Blindsäcken des Frontalsackes, und zwar in dessen inneren Wand imaginalscheibenartige Verdickungen angelegt (Fig. 22 *im*), welche sich späterhin in die Antennen- und Augenanlagen differenzieren, anfänglich aber jederseits eine einheitliche und zusammenhängende Imaginalscheibe darstellen.

Wir sehen also, daß der Frontalsack bei verschiedenen Gattungen der cycloraphen Dipterenlarven verschiedene Verhältnisse zeigt, daß manchmal seine Wand in der Region hinter der dorsalen Verbindungsbrücke der beiden Cephalopharyngealplatten eine Spalte aufweist oder aber daß an der entsprechenden Stelle die Epithelien der beiden Frontalsackhälften durch eine Plasmabrücke verwachsen sind, die in manchen Fällen sich zu einer ungemein dünnen Frontalsackmembran auswächst. In allen Fällen ist aber die Wurzel des Frontalsackes im Kopfatrium eine unpaare Bildung und nicht eine paarige, wie dies Pantel für *Thrixion* angenommen hat, welcher den Frontalsack aus zwei seitlichen Falten entstehen läßt, durch deren Vereinigung in der Dorsallinie erst weiter hinten ein suprapharyngealer Raum von der Leibeshöhle abgetrennt würde, während derselbe vorne an der Wurzel des Frontalsackes dorsal offen mit der Leibeshöhle kommuniziert (vgl. 24, Taf. II, Fig. 30—32). Pantel hat auch die abweichende Mitteilung gemacht, daß die beiden Cephalopharyngealplatten („processus aliformes") keine cuticulare Verbindung hätten, was in dieser apodiktischen Form sicher nicht zutrifft, da ja alle Skelettbildungen nur Teile einer zusammenhängenden Cuticularschichte sind; es erscheint mir aber wahrscheinlich, daß auch die dorsalen Kanten der beiden Cephalopharyngealplatten von Thrixion vorne miteinander cuticular verbunden seien, wenn vielleicht auch die dorsale Ver-

bindungsbrücke nicht sonderlich ausgebildet ist und das verbindende Cuticularhäutchen nur sehr zart sein mag, weshalb es dann in den Schnitten oft nur schwer erkennbar ist und in Macerationspräparaten leicht zerreißt. Bei den meisten Larven der *Schizophora* scheint eine dorsale Verbindungsbrücke ziemlich deutlich entwickelt zu sein, die aber nur einen Teil der Verbindung beider Cephalopharyngealplatten darstellt, welche im übrigen durch helle, nur schwerer erkennbare und daher meist nicht beachtete Cuticularsubstanz besorgt wird. Sicher ist es aber auch, daß bei allen bisher untersuchten cyclorhaphen Dipterenlarven die beiden Cephalopharyngealplatten ausschließlich im vorderen Teile auch dorsal chitinös miteinander verbunden sind; die beiden Frontalsackgräten sind stets deutlich von einander getrennt.

In der Region der hinteren Hälfte des Pharynx verhält sich der Frontalsack bei verschiedenen Gattungen nicht gleich; beim Alliumparasiten kommt es knapp hinter der Frontalsackspalte neuerdings zur Formation eines einheitlichen unpaaren Sackes, der erst nahe dem hinteren Ende sich in paarige Divertikel spaltet; auch bei *Dacus oleae* sind die beiden seitlichen Hälften nur innerhalb einer gewissen Region median bloß durch eine Zellbrücke verbunden, während weiter hinten der Frontalsack wieder unpaar wird. Nur bei *Calliphora* reicht die Trennung in zwei seitliche Hälften von der dorsalen Verbindungsbrücke der Cephalopharyngealplatten bis an das Hinterende des Frontalsackes; aber auch bei dieser Gattung ist die paarige Anlage des Frontalsackes verwischt durch eine Plasmabrücke, welche beide Hälften des Frontalsackes miteinander verbindet, wodurch die Umwandlung des Frontalsackes in einen ungeteilten Sack mit einheitlichem unpaaren Lumen bereits vorbereitet erscheint.

Aus dem verschiedenartigen Verhalten der drei von mir untersuchten Gattungen (*Calliphora, Dacus* und Alliumparasit) erhellt auch, daß die einander scheinbar widersprechenden Beschreibungen verschiedener Autoren, die Querschnitte des Frontalsackes bald mit dorsaler Öffnung, bald mit dickem oder membranartig dünnem Verschlusse der Dorsallinie oder aber als unpaare Blase zeichnen, zum Teil durch das verschiedenartige Verhalten der einzelnen Regionen des Cephalopharyngealapparates einer und derselben Spezies erklärt werden, daß sie zum Teil aber auch auf das abweichende Verhalten verschiedener Gattungen zurückgeführt werden können, wobei vielleicht in Ausnahmsfällen fehlerhafte oder doch ungenaue Beobachtungen zugrunde gelegt wurden. So wäre sehr fraglich, ob der Frontalsack

der von Holmgren abgebildeten Musca-Larve nicht eine dorsale Verbindungsmembran aufgewiesen habe (13, pag. 350, Textfigur 10), wie ich überdies bezweifeln möchte, daß Holmgren Musca-Larven vor sich hatte, da seine Textfigur 8 mir viel eher auf die Gattung *Calliphora* hinzudeuten scheint (Dorsalwulst mit nagelförmigem Chitinstück), was aber für die Zwecke der Holmgrenschen Arbeit irrelevant war und daher nur nebenbei bemerkt sei.

Die Frage, ob die ursprüngliche Anlage des Frontalsackes paarig oder unpaarig sei, kann nur auf Grund von Studien über die embryonalen Verhältnisse gelöst werden. Da in der postembryonalen Entwicklung der Frontalsack in seiner Gänze zu einem unpaaren Sacke wird, wäre seine zum Teil paarige Beschaffenheit wenig verständlich, wenn sie nicht in Verhältnissen seiner embryonalen Entwicklung begründet wäre. Aber die vielleicht paarige Anlage zeigt jedenfalls schon frühzeitig die Tendenz einer Verschmelzung zu einem unpaaren Organe, als welcher der Frontalsack bereits im Beginne des Larvenstadiums wenigstens an seiner Wurzel erscheint, während die distalen Teile in mehr oder minder großer Ausdehnung bis zum Puppenstadium ihre paarige Gestaltung beibehalten.

Nach Pratt (25, pag. 259 ff.) würde bei *Melophagus ovinus L.*, also bei einer immerhin in mannigfacher Hinsicht aberranten Form, der Frontalsack tatsächlich erst in Form zweier Verdickungen angelegt, die einen kleinen Schlitz enthielten. Späterhin nähern sich diese, verschmelzen und besitzen so eine einzige quere spaltähnliche Öffnung; aber nur der proximale Teil der Einstülpung verschmilzt, im inneren distalen Teil bleiben die beiden Hälften der Frontalsackanlagen voneinander getrennt (25, pag. 264). Demnach würde der Frontalsack zwar paarig angelegt werden, aber schon frühzeitig während der embryonalen Entwicklungsperiode wenigstens an seiner Wurzel zu einer unpaaren Bildung verschmelzen. Nach der Darstellung Pratts erscheint der Frontalsack entwicklungsgeschichtlich im Prinzipe den Imaginalscheiben des Thorax gleich, indem eine verdickte Partie des Ektoderms in einen Blindsack umgewandelt wird, in dessen Grunde bestimmte Organe angelegt werden, die während der postembryonalen Entwicklung durch Ausstülpung des Blindsackes an die Oberfläche gelangen. Auch die Imaginalscheiben des Thorax werden zunächst als hypodermale Verdickungen angelegt (Eristalis, 33, pag. 183) und wandeln sich erst nachträglich in mehr oder minder tief eingesenkte Säckchen um, in deren Grunde eine Epithelverdickung die Anlage eines der thorakalen Körperan-

hänge darstellt, während die sogenannte provisorische Membran und der Stiel der Imaginalscheiben zur thorakalen Hypodermis werden. Der Frontalsack besteht in der Hauptsache aus einschichtigem Epithel und unterscheidet sich von den thorakalen Imaginalscheiben nur durch die Vielzahl und Mannigfaltigkeit der in ihm zur Entwicklung gelangenden imaginalen Organe, die in Form von mehrschichtigen Zellverdickungen angelegt werden als Imaginalscheiben im engeren Sinne des Wortes. Während aber die thorakalen Imaginalscheiben erst etwa zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve angelegt werden (33, pag. 183), wird der Frontalsack bereits im Embryonalleben gebildet, und schreitet seine Entwicklung während der Larvenperiode fort, indem in seinem Innern gewisse Organe in Form von Epithelverdickungen angelegt werden.

Nach den Befunden Pratts an *Melophagus* ist also der Frontalsack nicht eine sekundäre Einstülpung eines im embryonalen Zustande vorhandenen Körpersegmentes, sondern wird von Anbeginn an als eingesenkter Blindsack gebildet. Der Frontalsack stellt also auch nicht jenen Körperteil vor, der nach Weismann (35 *a*, pag. 181) aus der Einstülpung des embryonalen Vorderkopfes und des Mandibularsegmentes in die Mundspalte entsteht, wie man leicht hätte vermuten können.

Die Entwicklung des Frontalsackes aus paarigen Anlagen läßt auch die Möglichkeit offen, daß vielleicht bei anderen Arten cyclorhapher Dipteren während der Larvenperiode der paarige Bau noch offensichtlicher zum Ausdrucke komme, daß vielleicht bei manchen Arten die Frontalsackspalte viel umfangreicher sei oder vielleicht gar bis an das hinterste Ende des Frontalsackes reiche, und die mediane Vereinigung der hinter dem dorsalen Verbindungsbogen der Cephalopharyngealplatten gelegenen Frontalsackhälften erst in der allerletzten Periode des Larvenlebens oder während der Puppenzeit stattfände.

Der Frontalsack enthält eine Anzahl paariger, mehrschichtiger Epithelverdickungen, insbesondere in seinem hinteren Abschnitte, worauf wir erst im vierten Kapitel der Arbeit näher zu sprechen kommen, ferner aber auch paarige Epithelverdickungen in jener Region, wo er lateral mit der Hypodermis des Pharynx verwachsen ist; dieser mehrschichtige Zellkomplex (Cephalopharyngealscheiben) gehört in der Hauptsache dem inneren Epithel des Frontalsackes an, greift aber dort, wo die Lostrennung des Frontalsackes vom Pharynx stattfindet, auch auf das äußere Epithel desselben, also um die ventrale Kante der Frontalsackgräten herum, über. Außer-

dem entwickelt sich in der letzten Larvenzeit ein Paar ventraler Imaginalscheiben, die seitlich von der Einmündung der Speicheldrüsen in den Darmkanal bzw. ein wenig vor dieser gelegen sind.

IV. Zur postembryonalen Entwicklung des Fliegenkopfes.

1. Die Bildung der Puppe.

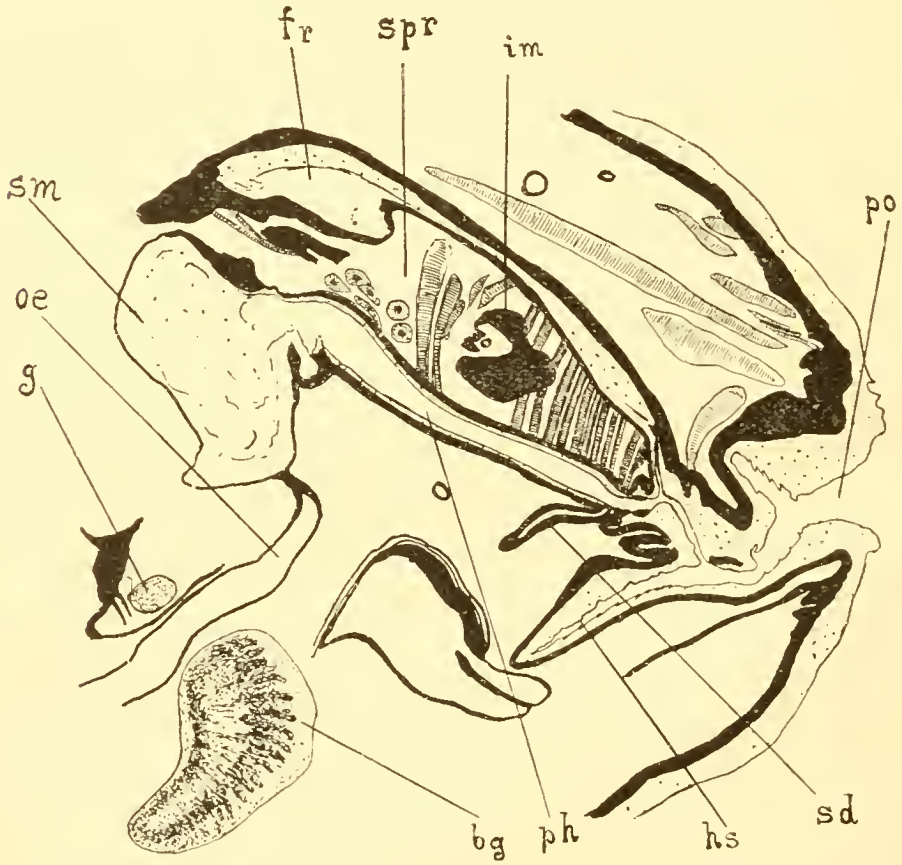
Bezüglich der postembryonalen Entwicklung des Fliegenkopfes wollen wir uns hier vornehmlich auf die morphologische Verwandlung des Cephalopharyngealapparates während der Puppenzeit beschränken, ohne auf die Histolyse und Histogenese oder auf die Metamorphose beispielsweise des zentralen Nervensystems einzugehen.

Mit der Verpuppung der Larve geht Hand in Hand eine Verkürzung der Länge und eine entsprechende Zunahme der Dicke der Larve. Diese Verkürzung ist nicht ausschließlich eine Folge einer Kontraktion der sich verpuppenden Larve.

Schon Weismann hat beobachtet, daß das „erste Larvensegment“ bei der Verpuppung von der Oberfläche verschwindet (35 *b*, pag. 249). Es handelt sich allerdings nicht um eine Einstülpung des Kopfsegmentes, wie Weismann geglaubt hatte, sondern um eine Einziehung des larvalen Vorderendes, welches also seine Orientierung mit der Spitze nach vorne beibehält, aber durch eine Faltenbildung der Thoraxwandung umhüllt wird. Es wird also zunächst ein Zustand geschaffen, der das Vorhandensein eines Kopfes äußerlich noch mehr verbirgt, als dies für das Larvenstadium zutrifft. In Längsschnitten frisch verpuppter Individuen von *Calliphora erythrocephala Mg.*, welche Art allein den nachfolgenden Untersuchungen zugrunde gelegt wurde, sieht man diese Einziehung des Vorderendes sehr deutlich (Textfigur *H*); die larvale Mundöffnung kommt dadurch in das Innere zu liegen und es führt zu ihr ein bogenförmig verlaufender „präoraler Kanal“ *(po)*, der am Vorderende der Puppentonne terminal beginnt, so daß an der ventralen Seite der Puppentonne kein Eingang in den Darmkanal, noch auch der Rest eines solchen zu finden ist. Jenes in einem früheren Kapitel beschriebene Hautsäckchen der Ventralseite, welches Muskeln als Ansatzstelle dient, deren wir besonders bei dem Alliumparasiten ob der Mächtigkeit der sehnenartigen Fibrillenbildungen Erwähnung getan haben, mündet nicht mehr an der ventralen Außenseite des Körpers, sondern in den zur larvalen Mundöffnung leitenden präoralen Kanal, da der bezügliche Teil des ventralen Körperintegumentes nach innen umgeschlagen ist. Der

präorale Kanal führt also hinten nicht nur in das Kopfatrium, sondern ventral von letzterem auch in das erwähnte Hautsäckchen *(hs)*, wie im Längsschnitt (Textfigur *H*) deutlich zu sehen ist und auch in Querschnitten erkannt werden kann, wo an der Trennungsstelle durch seitlich vorspringende Hautfalten das Säckchen sich vom Kopfatrium abschnürt und endlich getrennt von letzterem und ventral von demselben gelegen ist (Textfiguren *J*, 4, 5, 6 und *M*, 1 und 2).

Figur *H*.



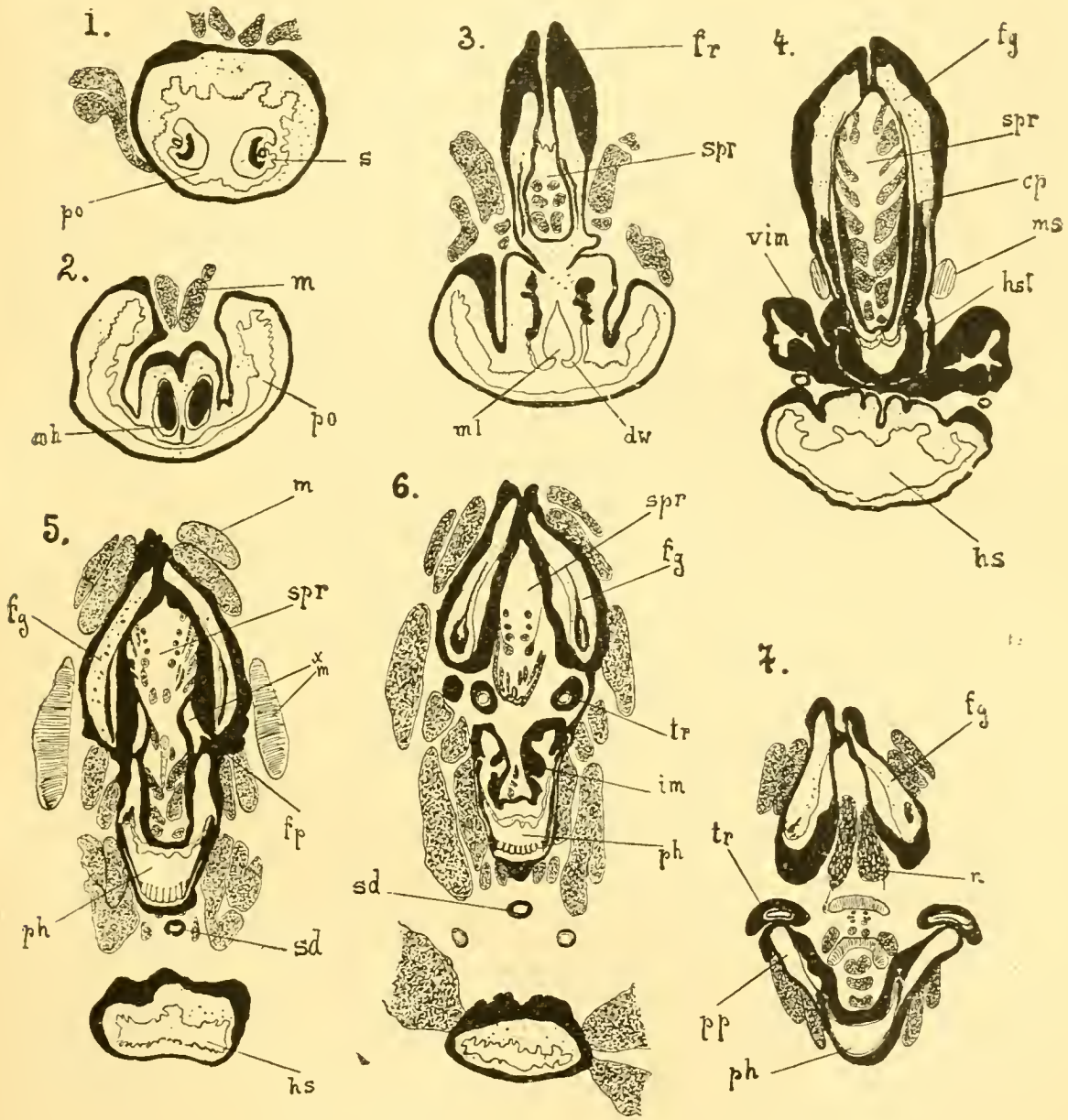
Längsschnitt durch eine frisch gebildete Puppe von *Calliphora erythrocephala Meig.*, nahe der Medianebene (Kopfende). Vergr. ca. 40fach. (Buchstabenbez. wie auf den Tafeln.)

Infolge der Umgestaltung des vorderen Körperendes liegen die beiden Lobi, welche das larvale Vorderende bildeten und Sinnespapillen tragen, die von Weismann als die Maxillentaster und Antennen gedeutet wurden (35 *a*, pag. 182), nicht mehr terminal, sondern sind in das Vorderende des Tieres eingezogen. In Querschnitten erscheinen sie daher in einem Hohlraum eingeschlossen, dessen vorderer und ventraler Teil den besprochenen präoralen Kanal bildet (Textfig. *J*, 1, *s*).

Kopfatrium und Frontalsack erfahren eine kleine Veränderung in ihrer Lagebeziehung zu einander, indem die Wurzel des Frontal-

sackes sich dorsal über das Kopfatrium vorwölbt, so daß die dorsale Verbindungsbrücke der beiden Cephalopharyngealplatten in jener Querschnittregion zu finden ist, wo die paarigen Mundhaken noch

Figur *J*.



Querschnitte durch eine noch unausgefärbte Puppe von *Calliphora erythrocephala Meig.*

1. Querschnitt des präoralen Kanales in der Region der larvalen Sinnespapillen; 2. Region der Mundhakentaschen; 3. Region der basalen Stützplatten der Mundhaken; 4. Region der Cephalopharyngealplatten; 5. Region des vorderen Pharynxabschnittes; 6. Mittlere Pharynxregion; 7. Region des hinteren Abschnittes des Pharynx. Vergr. 50fach. (*fp* = Ende der vorderen lateralen Verwachsungszone von Frontalsack und Pharynx; die übrigen Buchstaben wie auf den Tafeln.)

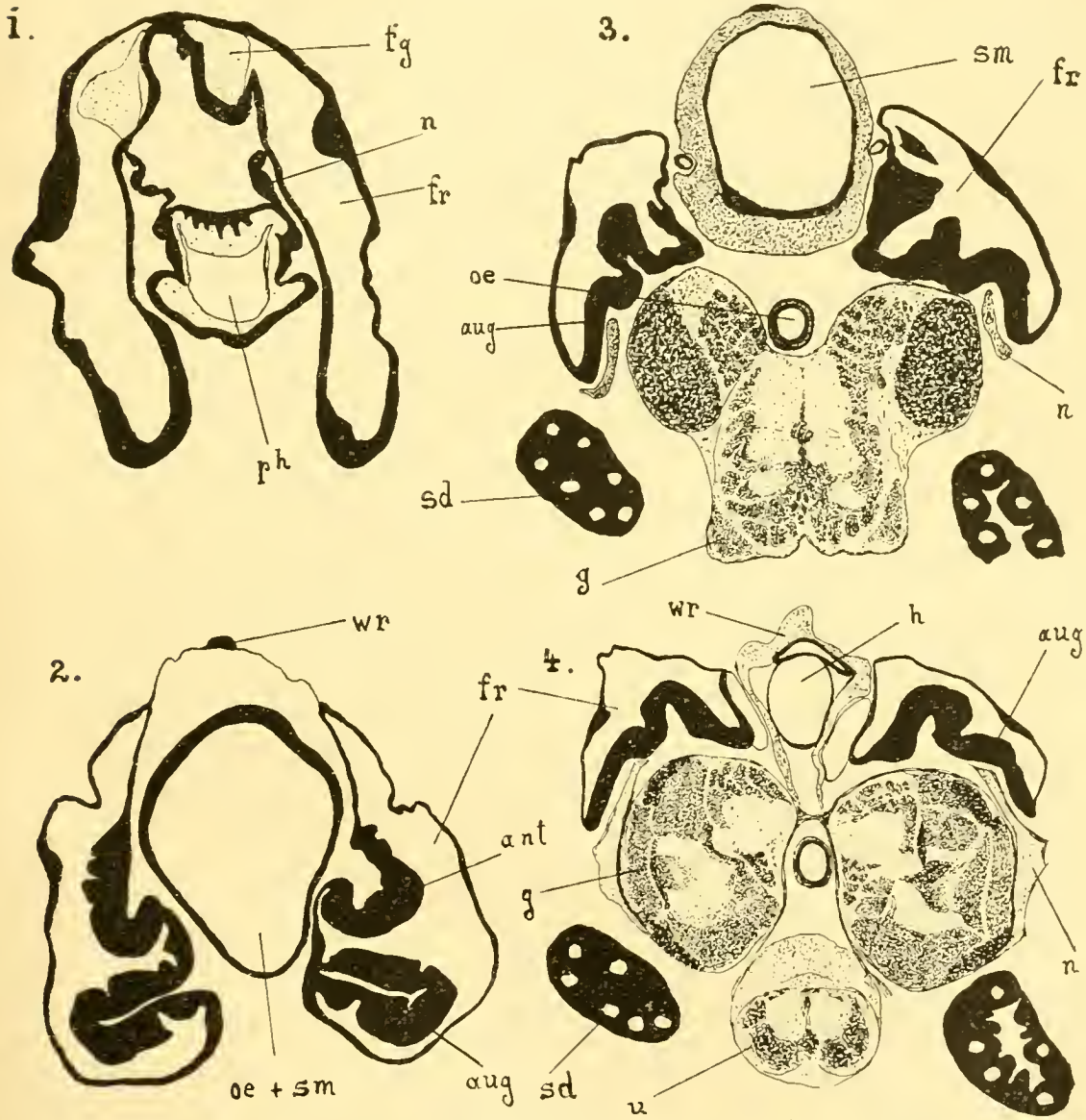
als freie Gebilde in den beiden Mundhakentaschen liegen. Die äußere Zellwand des Frontalsackes, insbesonders in der Region hinter der erwähnten dorsalen Verbindungsbrücke besteht aus Zellen, die durch

ansehnliche Größe ihres Leibes wie auch ihres Kernes auffallen. Das Wachstum der Zellen an der dorsalen Kante der Cephalopharyngealplatten verursacht auch, daß die Frontalsackmembran ventral tief eingesenkt erscheint und nicht mehr so nahe diesen Kanten gelegen ist, wie in der larvalen Lebensperiode (Textfig. *J*, 3). Im übrigen weist der Cephalopharyngealapparat eine noch ganz ähnliche Beschaffenheit wie in der Larvenperiode auf und es können daher die in der Textfigur *J* abgebildeten Schnitte leicht auf Grund des Vergleiches mit der Larve gedeutet werden. In der Region des hinteren Teiles des Frontalsackes ist dessen Lumen noch paarig aber bereits sehr erweitert, der Frontalsack reicht seitlich vom Pharynxhinterende und vom Oesophagus weit gegen die Ventralseite herab (Textfig. *K*, 1 u. 2). In diesem hinteren Teile des Frontalsackes fallen auch zwei paarige Epithelverdickungen besonders auf, die in Textfigur *K*, 2 (*ant*, *aug*) angeschnitten sind, die Imaginalscheiben der Antennen und Augen, welche nunmehr deutlich von einander unterschieden werden können.

Auch die übrigen Imaginalscheiben des Cephalopharyngealapparates haben an Mächtigkeit zugenommen, so vor allem die ventralen Imaginalscheiben (Textfig. *J*, 4, *vim*), deren Lumen in diesem Stadium aber noch gegen das Lumen des Darmtractus, bzw. des Kopfatriums geschlossen erscheint, ferner jene paarige Imaginalscheibenanlage, welche wir etwa im Umkreise jener Stelle finden, wo die Lostrennung des Frontalsackes vom Pharynx stattfindet (Textfig. *J*, 5, *fp*). Diese letztere Imaginalscheibe, die wir als Cephalopharyngealscheibe bezeichnen wollen, liegt mit ihrem vorderen Teile als eine mehrschichtige, aus embryonalen Zellen gebildete Epithelplatte der Innenseite der Cephalopharyngealplatten (Textfig. *J*, 4, *cp*) an, nach hinten aber liegt sie zum Teile an der ventralen Innenseite der dorsalen Gräten, zum größeren Teil aber an der Innenseite und an der dorsalen Kante der ventralen Gräten, und bildet in diesem ventralen Abschnitte mehrere ansehnliche Falten (Textfig. *J*, 6, *im*); überdies erfahren diese Imaginalscheiben noch eine weitere Komplikation dadurch, daß sie einen Hohlraum (Textfig. *J*, 5, *x*) umschließen, der vorne blindsackartig geschlossen ist, nach hinten aber in den suprapharyngealen Raum *(spr)* mündet und einen Ast einer größeren Trachee umschließt, deren Eintritt in den suprapharyngealen Raum wir in Textfig. *J*, 7 (*tr*) angeschnitten sehen. Es ist dies der Hauptast jener Trachee, die ich seinerzeit auch bei *Eristalis* beschrieben habe (33 *a*, pag. 14, und Taf. III, Fig. 4, *r*) als asegmentale Pharyngealtrachee.

In diesem Stadium der Entwicklung ist die larvale Cuticula noch mit der Hypodermis verwachsen, weshalb sich diese Stadien auch noch nicht aus der Puppentonne herausziehen lassen, wie spätere Entwicklungsstadien. In den beiden Textfiguren *J* und *K* ist die

Figur *K*.



Querschnitte durch eine noch unausgefärbte Puppe von *Calliphora erythrocephala Meig.* (Aus der nämlichen Schnittserie wie Figur J.)
1. Querschnitt aus der Region des Hinterendes des Pharynx; 2. Region zwischen Pharynx und Gehirn; 3. Region des unteren Schlundganglions; 4. Region des Vorderendes des Bauchmarkes. Vergr. 50fach. (Buchstabenbez. wie auf den Tafeln.)

äußere Hülle, bestehend aus Hypodermis und Cuticula, weggelassen. Erst mit der Lostrennung und Zurückziehung der Hypodermis von der larvalen Cuticula ist die Verwandlung der Larve in die Puppe vollendet, ein Vorgang, welcher etwa 20 Stunden nach der Zusammenziehung der Larve zur Puppenform vor sich geht.

Hiebei wird auch das Cephalopharyngealskelett von seiner Matrix abgelöst und bereits teilweise aus dem Lumen des Kopfatriums, bzw. des Frontalsackes und Pharynx, herausgezogen, indem das Vorderende der Puppe aus der vorderen Spitze der Puppentone zurückgezogen wird. Diese Vorgänge fallen zeitlich annähernd zusammen mit der Ausstülpung der thorakalen Imaginalscheiben, bzw. der Anlagen der Prothorakalstigmen, Flügel, Schwinger und Beine.

2. Das kryptocephale Puppenstadium.

Der bei der Verpuppung gebildete „präorale Kanal" bleibt in seinem cuticularen Teile erhalten und vermittelt die Anheftung des larvalen Cephalopharyngealskelettes an die vordere Spitze der Puppentonne. Kappt man bei der Konservierung der Puppen das äußerste Vorderende der Puppentone ab, um ein leichteres Eindringen der Konservierungsflüssigkeit in die Puppe auch von dieser Seite zu fördern, so schneidet man den präoralen Kanal durch und es bleibt das larvale Cephalopharyngealskelett an, bzw. in der Puppe hängen. Die Matrix des präoralen Kanales aber wird, wenn die Hypodermis sich von der Puppentonne löst, und der Frontalsack und Pharynx nach vorne geschoben werden, nach außen und hinten umgeschlagen, desgleichen auch die Hypodermis der larvalen Mundhöhle.

In diese Periode der Entwicklung, also etwa in den zweiten Halbtag nach der Zusammenziehung der Larve zur Puppentonnenform, fällt auch die Ausbildung eines einheitlichen unpaaren Lumens im Frontalsack. In der Region der Frontalsackmembran finden wir an Stelle dieser das äußere Epithel des Frontalsackes ansehnlich verstärkt und kontinuierlich von einer Lateralseite zur andern ziehend, doch ist dasselbe in der Medianebene anfänglich noch durch eine Zellbrücke mit dem inneren Frontalsackepithel verbunden, durch deren Unterbrechung die beiden seitlichen paarigen Lumina des Frontalsackes *(fr)* mit einander verschmelzen (Textfigur *L*, 1). Dieser Vorgang wurde bereits von VAN REES (29, pag. 43 ff.) beobachtet, der allerdings den Frontalsack als „Schlund" oder „Pharynx" bezeichnet hatte.

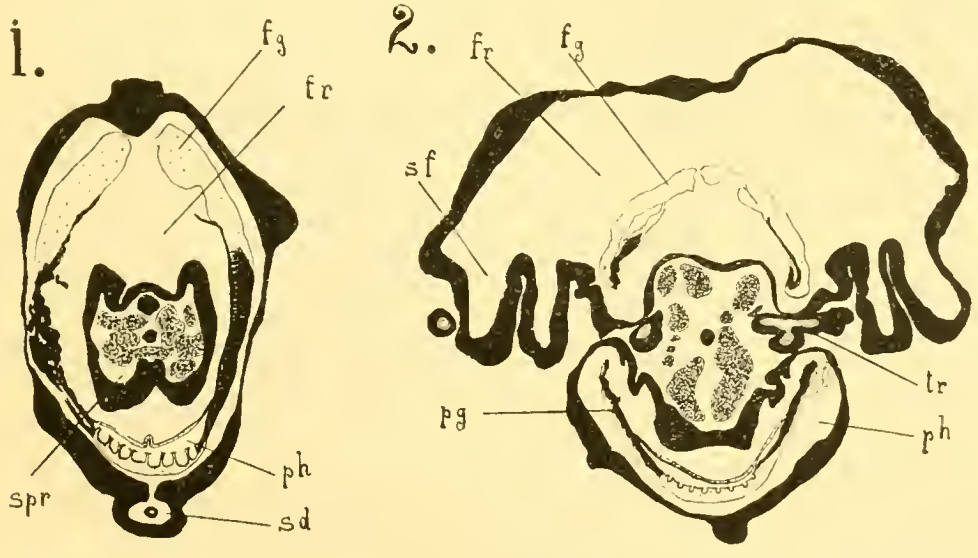
Das unpaar gewordene Lumen des Frontalsackes wird gleichzeitig auch bedeutend erweitert, und zwar sowohl in dorsoventraler als auch in lateraler Richtung; das Frontalsackepithel zeigt lebhaftes Wachstum und mächtige Oberflächenentwicklung, wobei speziell in der Region, wo der Pharynx sich vom Frontalsack ablöst, zwei symmetrische Taschen *(L, 2, sf)* gebildet werden, die sich

seitlich ventralwärts senken und späterhin den Pharynx lateral einscheiden. An der ventralen Kante dieser Seitentaschen des Frontalsackes ist dessen Hypodermis in mehrere Falten gelegt (Textfig. *L*, 2).

Eine eingreifende Veränderung erfahren in der Folgezeit zunächst die ventralen Imaginalscheiben des Kopfes; ursprünglich derart dem Kopfatrium angeheftet, daß sie von ihrer Einmündungsstelle in das Kopfatrium sich nach hinten blindsackartig einstülpen, beginnen sie nun allmählich nach vorne sich umzustülpen, wovon Textfigur *M* 2 uns ein Übergangsstadium darstellt.

Die Puppe von etwa $1^1/_2$ Tagen hat nun jene Eigentümlichkeiten erworben, die dem Stadium der Ausbildung des Puppen-

Figur *L*.



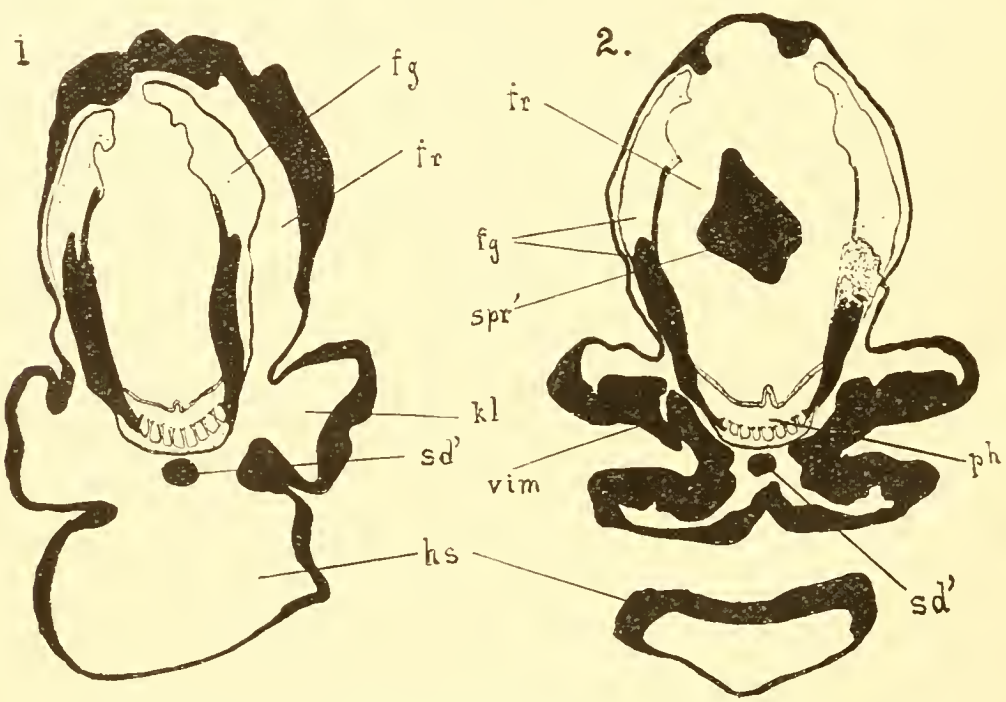
Zwei Querschnitte durch den Cephalopharyngealapparat einer jungen Puppe von *Calliphora erythrocephala Meig.*

1. im vorderen Teile des Pharynx, Vergr. 90fach; 2. im mittleren Teile des Pharynx. Vergr. 70fach. Ein Stadium, wo bereits das Lumen des Frontalsackes unpaar geworden ist. (Buchstabenbez. wie auf den Tafeln.)

kopfes voraufgehen. Aus der Tonne geschält finden wir ein Stadium, welches äußerlich nur wenig vom Kopfe erkennen läßt, weshalb wir dieses Puppenstadium als „kryptocephal" bezeichnen können. Weismann (35 *b*, Taf. XXV, Fig. 38—40) hat bereits solche Stadien abgebildet; Beine und Flügel sind deutlich erkennbar, desgleichen die Segmentgrenzen; in Textfigur *N* bilde ich ein noch etwas weiter vorgeschrittenes Stadium ab, das sich von den Weismannschen Abbildungen dadurch unterscheidet, daß nunmehr die Entwicklung der Thoraxanhänge schon weit vorgeschritten ist und daß insbesondere die Prothorakalstigmen nach vorne geschoben scheinen, wo sie die terminalen Spitzen zweier Höcker darstellen,

die das Vorderende der Puppe bilden. Man muß dieses Stadium damit erklären, daß der Kopf noch größtenteils eingestülpt ist und daß infolgedessen die seitlichen Hälften des Prothorax nach vorne gegen die Mitte drängen und sich am Vorderende der Puppe einander nähern, in ihrer Mitte aber eine Einbuchtung einschließen, in welcher der Eingang in den Pharynx und Frontalsack liegt. Ventral sieht man aus der Tiefe dieser Bucht ein gabeliges Organ vorragen, nämlich die zu dieser Zeit bereits nach vorne gestülpten ventralen Imaginalscheiben des Kopfes (Textfigur *N, 1, vim).*

Figur *M.*



Zwei Querschnitte durch den Cephalopharyngealapparat einer Puppe von *Calliphora erythrocephala Mg.* in der Periode der Ausstülpung der ventralen Imaginalscheiben des Kopfes.

1. Region der Abtrennung des Kopfatriums von dem ventralen Hautsäckchen; 2. Region der ventralen Kopfimaginalscheiben. Vergr. 80fach. (*fg* = Cephalopharyngealplatten; die übrigen Buchstaben wie auf den Tafeln.)

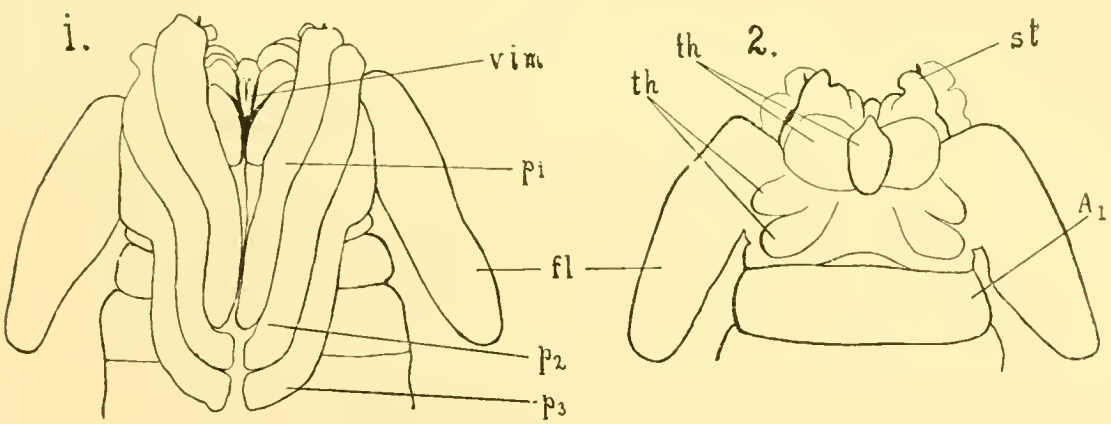
Auch das Dorsum des Puppenthorax läßt bereits manche Einzelheiten erkennen.

Sehr charakteristisch führt der mediane Längsschnitt uns die Kopfverhältnisse dieses Puppenstadiums vor Augen. Textfigur *O* ist ein Stadium, welches nur wenig weiter entwickelt ist als die Textfiguren *VII/XI* in der Abhandlung von VAN REES (29, p. 44 und 50). Dieses Stadium hat auch VAN REES richtig erkannt, dessen Darstellung uns ein klares Bild hätte geben können, wenn er nicht den Zusammenhang von Pharynx, Frontalsack und Oesophagus beim Larvenstadium mißverstanden hätte, eine Verkennung

der Tatsachen, die in den bekannten Abbildungen in KORSCHELT-HEIDERS Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (37, Fig. 527, 528, p. 866, 867) sich widerspiegelt, welche auf Grund der Darstellungen bei VAN REES die Kopfverhältnisse in völlig unzutreffender Weise schematisch abbilden, da die Beobachtungen und Deutungen von VAN REES über diese Punkte nicht nur nicht Klarheit geben, sondern selbst manches Unrichtige enthalten (vgl. die Kritik dieser Bilder bei DE MEIJERE (19 *b*, p. 116) und BECKER (4, p. 308).

Indem wir zur Besprechung des Längsschnittes (Textfigur *O*) zurückkehren, bemerken wir, daß der präorale Kanal und auch ein Großteil des Kopfatriums verschwunden ist; infolgedessen ist auch keine larvale Unterlippe mehr zu finden, die ventrale Wand des

Figur N.



1. Ventralansicht, 2. Dorsalansicht des Vorderendes einer ca. $1^1/_2$tägigen Puppe von *Calliphora erythrocephala Mg.* Vergr. ca. 8fach. (Buchstabenbez. wie auf den Tafeln.)

Pharynx wird an ihrer vorderen Spitze von den beiden ausgestülpten ventralen Kopfimaginalscheiben *(vim)* gebildet, an deren Basis median die Speicheldrüsen bzw. deren unpaarer Ausführungsgang *(sd)* mündet. Die dorsale Wand hingegen zeigt an jener Stelle, wo in der Larve annähernd die dorsale Halsspange gelegen war, welche Stelle durch ihre Beziehungen zum Nervensystem (Ganglion frontale, Textfigur *O, gf*) wiedererkennbar ist, welches letztere allerdings modifizierte histologische Beschaffenheit zeigt, eine tiefere Einsenkung der Hypodermis *(dh)*, die bereits von KOWALEVSKY (38, Taf. 28, Fig. 31 *e*) abgebildet wurde.

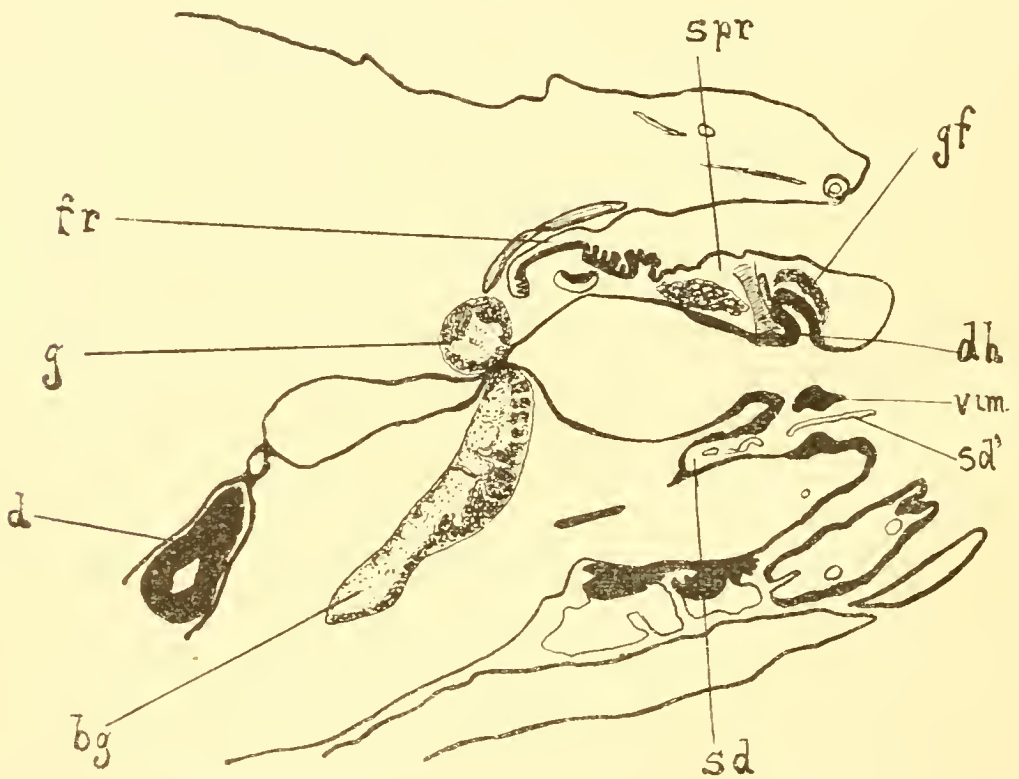
Pharynx und das vor der Schlundkommissur gelegene Stück des Oesophagus lassen sich nicht mehr voneinander unterscheiden. Der larvale Saugmagen ist bereits in der ersten Zeit der Ausbildung der Puppe allmählich rückgebildet worden (vgl. Text-

figur *K*, 2. sowie *Q*, *3* und *4*, *oe* + *sm*), und der Oesophagus bildet nicht mehr einen engen Kanal, sondern besitzt ein unregelmäßiges weites Lumen, das erst an der Schlundkommissur eingeengt wird.

Dorsal über der Eingangspforte des Pharynx führt eine weite Öffnung in den Frontalsack, der also direkt nach außen und nicht mehr in einen vorderen (larvalen) Abschnitt des Verdauungskanales mündet, wie dies für das Larvenstadium zutrifft.

Die larvale Mundhöhle ist nicht mehr erhalten, ihr dorsales Dach ist entweder nach außen (dorsal) umgeschlagen oder es hat

Figur *O*.



Längsschnitt durch das Vorderende des kryptocephalen Puppenstadiums von *Calliphora erythrocephala Meig*. Vergr. 30fach. (Buchstabenbez. wie auf den Tafeln.)

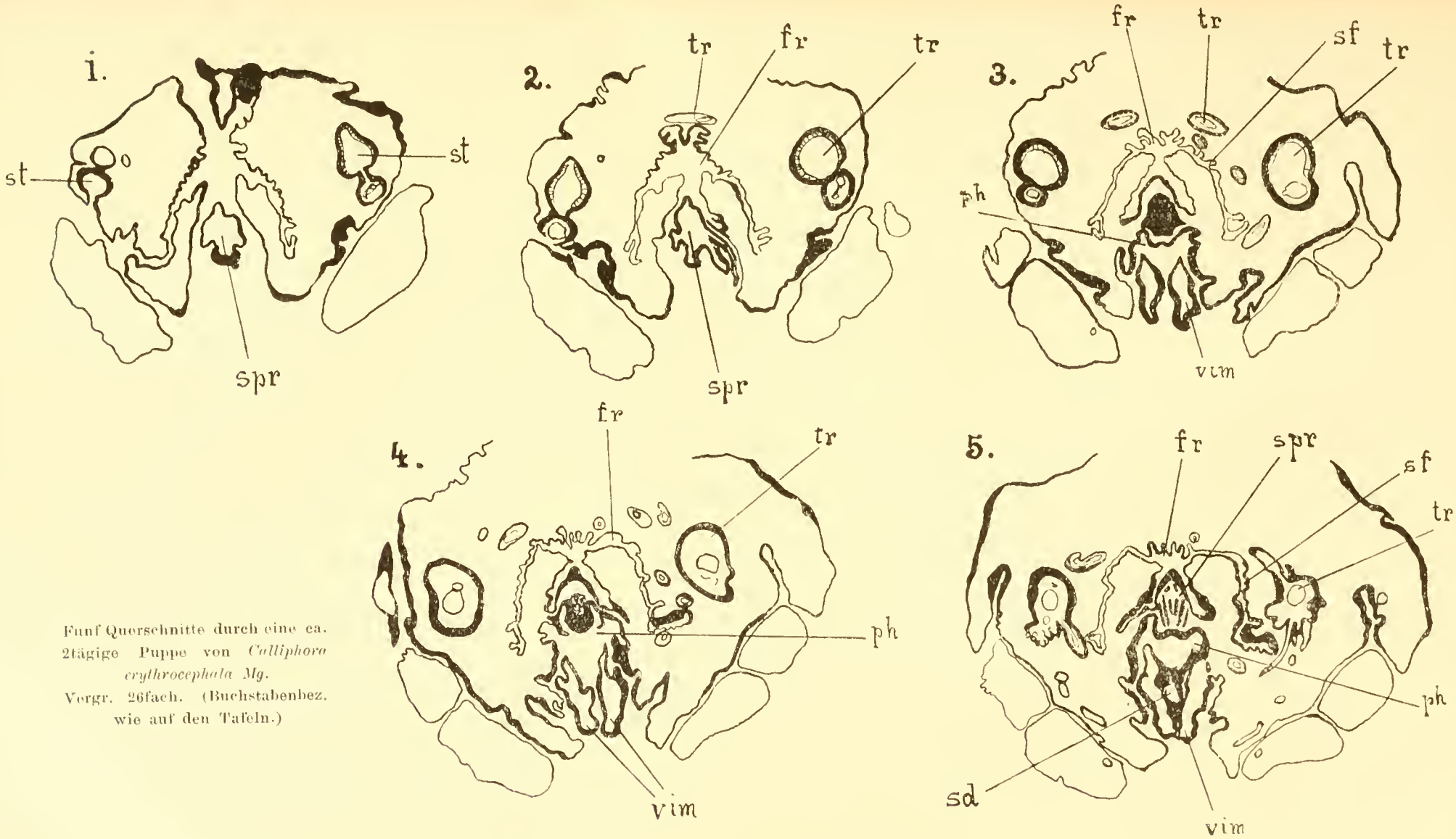
sich die ventrale (innere) Frontalsackwand und die mit ihr verbundene dorsale Pharynxwand, also jener Komplex, dessen Vorderende im ersten Larvenstadium den Medianzahn bildet, nach vorne vorgeschoben. Ventral ist die Wand des Kopfatriums bereits fast zur Gänze verschwunden und dürfte sich nach der Außenseite umgeschlagen haben. Die ventrale Pharynxwand endet vorne annähernd an der Mündungsstelle der Speicheldrüsen, vor welcher die Pharynxwand in der medianen Sagittalebene in die ventrale Körperwand umbiegt, während seitlich von der Speicheldrüsenmündung noch jene zwei Zapfen vorragen, welche aus den ventralen Imaginal-

scheiben des Kopfes entstanden sind. Die larvale Unterlippe ist also rückgebildet.

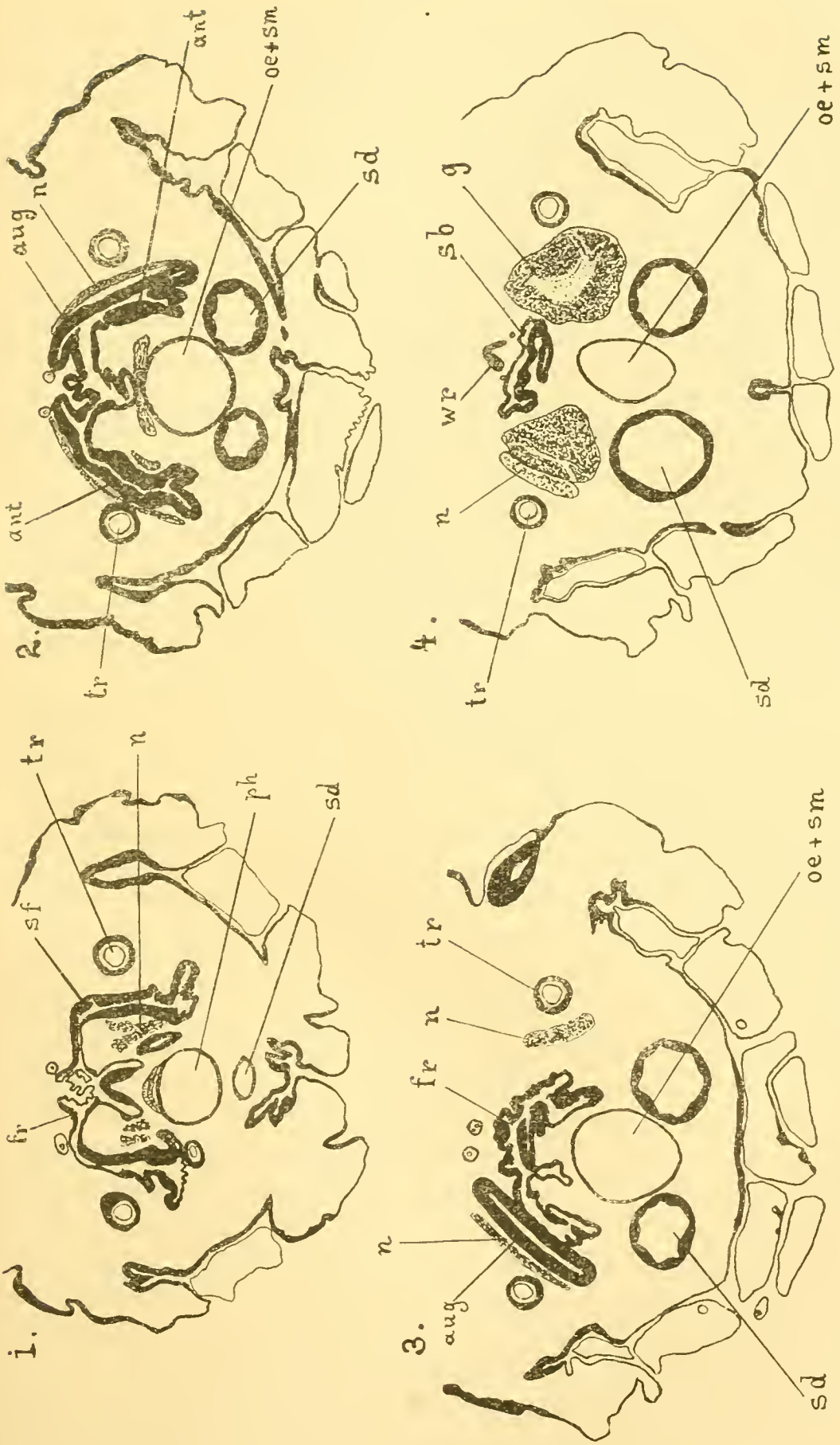
Diese Verhältnisse werden uns anschaulicher, wenn wir ein solches Entwicklungsstadium in einer Querschnittserie untersuchen.

Betrachten wir eine solche Schnittserie ausgehend vom hinteren blinden Ende des Frontalsackes, so finden wir zum Unterschiede von früheren Puppenstadien (vgl. Textfigur *K*, 2—4), daß nicht nur die ursprünglich paarigen Hinterenden dieses Sackes in der Medianlinie miteinander verbunden und mit einem unpaaren zusammenhängenden Lumen ausgestattet sind, sondern daß überdies sogar der Frontalsack sich in seiner Medianpartie nunmehr am weitesten nach hinten erstreckt bis zwischen die Hirnhemisphären bzw. die Augenganglien (Textfigur *Q*, 4, *sb*) und daß die Augenanlagen (Textfigur *Q*, 3, *aug*) sich seitlich zum Teile sogar ziemlich deutlich vom übrigen Frontalsack absacken. Die Imaginalanlage des Augenepithels liegt auf der Außenseite des Frontalsackes und wird von außen noch von einer nervösen Zellschichte überzogen, dem Nervenstiel *(n)*. Dieses Lageverhältnis ist kein ursprüngliches. Anfänglich entwickeln sich nämlich die Imaginalscheiben der Facettenaugen an der Innenfläche des Frontalsackes (Textfigur *K*, 2—4, *aug*) und es liegt der Nervenstiel *(n)* ihrer Innenseite an. Allmählich aber wandert infolge gesteigerten Wachstums der Innenseite des Frontalsackes die Augenanlage um die ventrale Kante hinüber an die Außenseite des Frontalsackes, wobei der Nervenstiel ihr folgt und seine Stellung zum Frontalsack entsprechend ändert (Textfigur *Q*, 2, *aug* und *n*).

Diese Verschiebung der Augenanlage dürfte auch den scheinbaren Widerspruch erklären, der sich bezüglich der Imaginalscheibeninnervierung der Augenanlagen bei Viallanes und van Rees findet. Während Viallanes (Taf. XV, Fig. 5) ein jüngeres Stadium abgebildet hat, wo die Imaginalanlage der Augen noch nicht nach außen verschoben wurde, sondern noch innerhalb der Innenseite des Frontalsackes gelegen ist und die Hirnhemisphären haubenartig umkleidet, wobei zwischen Hirn und Imaginalscheibe der Nervenstiel gelegen ist, hat van Rees (29, p. 45—49, Taf. I, Fig. 8) spätere Entwicklungsstadien gesehen, wo die Augenanlage bereits an die Außenseite des Frontalsackes verschoben erscheint. Da aber sowohl bei Viallanes als auch bei van Rees der Nervenstiel stets in Übereinstimmung mit den tatsächlichen Verhältnissen als von der basalen Fläche an das Frontalsack- bzw. an das Imaginalscheibenepithel herantretend dargestellt wird, da die freie Oberfläche des



Fünf Querschnitte durch eine ca. 2tägige Puppe von *Calliphora erythrocephala Mg.*
Vergr. 26fach. (Buchstabenbez. wie auf den Tafeln.)



Figur *Q*.

Vier Querschnitte durch eine ca. 2tägige Puppe von *Calliphora erythrocephala Meig.*, aus der gleichen Schnittserie wie Figur P. Vergr. 26fach. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.)

Epithels ja dem Lumen des Frontalsackes zugewandt ist, so kann zwischen beiden Darstellungen kein Widerspruch gefunden werden, sie beziehen sich nur auf verschiedene Entwicklungszustände und Entwicklungszeiten.

In nächster Nähe der Augenscheiben finden sich auch die Antennenanlagen, welche ursprünglich dorsal über den Augenscheiben in der Innenwand des Frontalsackes angelegt werden (Textfigur *K*, 2, *ant*), nach der eben besprochenen Verlagerung der Augenscheiben aber ihre Lage noch immer in dieser Innenwand beibehalten. Eine Gliederung ist in diesen Antennenscheiben nicht bemerkbar. Antennen- und Augenscheiben liegen also beide in der Tiefe des Frontalsackes einander nahe benachbart.

Auch bei *Eristalis* liegt die Antennenscheibe wahrscheinlich in unmittelbarer Nachbarschaft der Augenanlagen und wurde von mir seinerzeit nicht erkannt, da ich die Entwicklung der Imaginalscheiben in der Postembryonalzeit nicht verfolgt hatte. Jene Scheiben aber, die ich seinerzeit als Antennenscheibe von *Eristalis* beschrieben hatte, entsprechen ihrer Lage nach den Cephalopharyngealscheiben von *Calliphora* und haben also mit der Bildung der Antennen nichts zu tun.

In den weiter nach vorne gelegenen Querschnitten zeigt der Frontalsack jene Eigentümlichkeit, deren Entstehung wir bereits früher erwähnt haben. Es sind dies Schnitte jener Region, wo der Frontalsack halbmondförmig ober dem Pharynx liegt, ohne aber mit diesem direkt verbunden zu sein; von jener Verwachsung der Epithelien beider, die wir im hinteren Pharynxabschnitt aller Larven in der Region der parapharyngealen Platten gefunden und beschrieben haben, und die auch noch in der ersten Puppenzeit erkennbar ist (Textfig. *J*, 6, rechte Seite), finden wir nichts mehr; die beiden ventralen Kanten des Frontalsackes liegen frei, seitlich aber von diesen Frontalsackfalten, welche während der Larvenperiode zur Pharynxwandung in Beziehung stehen, sind mächtige Seitentaschen (Textfigur *Q*, 1, *sf*) ausgebildet, die an Ausdehnung den ursprünglichen Frontalsackumfang um ein vielfaches übertreffen. Die Wände dieser Seitentaschen des Frontalsackes bilden reichliche Falten. Doch kann ich keine derselben mit bestimmten Organen und Organteilen der Imago in Verbindung bringen; sie scheinen sich bei der späteren Umgestaltung in die imaginale Gestalt auszugleichen und zu glätten, weshalb ich von einer detaillierten Schilderung hier absehe, obwohl manche Faltenbildungen regelmäßig in allen Schnittserien in mehr oder minder charakteristischer Weise wieder vorzufinden sind, so

insbesondere eine Anzahl Falten an der dorsalen Medianlinie der Außenwand des Frontalsackes und jene Falten an den ventralen Kanten der Seitentaschen des Frontalsackes. Die Seitentaschen sind auch in der Längsrichtung mächtig entwickelt, gehen nach hinten direkt in den die Augen- und Antennenanlagen enthaltenden Teil des Frontalsackes über und reichen nach vorne bis an die Mündung des Frontalsackes, so daß in Querschnitten scheinbar durch diese Seitentaschen des Frontalsackes in den vordersten Schnitten paarige, zu Seiten des suprapharyngealen Raumes gelegene Körperpartien abgesondert werden (Textfig. *P*, 1, links). Die ventrale Wand des Pharynx hat ihr Vorderende in der Nähe der Mündung der Speicheldrüsen, welche an der Basis zwischen den beiden nach vorne ausgestülpten ventralen Imaginalscheiben des Kopfes sich findet.

In dieser Region sehen wir an Querschnitten erst seitliche Ausmündungen des Pharynxlumens entstehen (Textfig. *P*, 5, linke Seite), die ein Gebilde umgreifen (*vim*), das in der medianen Sagittalebene einen flächenhaften Epithelanschnitt mit mittlerem Lumen aufweist, welches bald darauf in den voraufgehenden Schnitten mit dem Lumen des Pharynx kommuniziert und auch nach außen mündet, wodurch der Pharynx scheinbar drei Ausmündungen zeigt, die zwischen sich 2 Epithelsäckchen (Textfig. *P*, 4, *vim*) einschließen.

Diese sind nichts anderes als die Querschnitte der ausgestülpten ventralen Imaginalscheiben des Kopfes, die scheinbaren Ausmündungen aber die Zwischenräume zwischen diesen Scheiben und den seitlichen Körperwänden, bzw. zwischen den zwei Scheiben selbst; wenn nach vorne zu die ausgestülpten Imaginalscheiben immer kleiner werden und endlich verschwinden, werden die Ausmündungen des Pharynxlumens allmählich immer größer und verschmelzen endlich zu einem einzigen, direkt mit dem Pharynxlumen selbst vereinigten Raume (Textfig. *P*, 2). In sehr vorgeschrittenen Stadien dieser Entwicklungsstufe der Fliegenpuppen wird die Ausmündung des Pharynx allerdings durch die Annäherung der seitlichen Körperteile, welche das Pharynxvorderende und die ventralen Imaginalscheiben einschließen, auf einen mehr oder minder engen medianen Spalt eingeschränkt. Ebenso wie die ventrale Wand des Pharynx bis zu ihrem Übergang in die ventralen Kopfscheiben keinerlei Besonderheiten zeigt, weist auch die dorsale Wandung erst in der Region des larvalen Halsteiles eine Komplikation auf, und zwar jene in medianen Längsschnitten (Textfig. *O, dh*) ziemlich einfach erscheinende Faltenbildung, die aber in Querschnitten (Textfig. *P*, 3 und 4)

viel kompliziertere Bilder zeigt. Die dorsale Pharynxwand zeigt in allen diesen Querschnitten sich noch vollständig isoliert von der Wandung des Frontalsackes, und erst in der Region vor den Vorderspitzen der ventralen Kopfscheiben sehen wir, daß auch noch in diesem Puppenstadium der suprapharyngeale Raum an seinem Vorderende allseits umschlossen und abgegrenzt sich vorfindet, der Frontalsack also seitlich mit dem Pharynxlumen bzw. Kopfatrium kommuniziert (Textfig. *P*, 1 und 2. linke Seite), wie wir dies bei den Larven und in den früheren Puppenstadien beobachtet haben, wo stets der vorderste Teil des Frontalsackes lateral mit dem Pharynx und Kopfatrium verbunden war (Textfig. *J*, 4). Es mag immerhin auffallen, daß diese anatomische Eigentümlichkeit im kryptocephalen Puppenstadium erst sehr weit vorne zu finden ist, während in der Larve diese Eigentümlichkeit sich bis hinter die Region der Mündung der Speicheldrüsen erstreckte, wie wir dies selbst noch in jenem Stadium beobachten können, welches der Textfigur *L* 1 zugrundegelegt ist. Wir können diese Änderung nur dadurch erklären, daß die dorsalen Partien des Pharynx mitsamt dem Frontalsack eine Verschiebung nach vorne gegenüber der ventralen Pharynxhälfte erfahren haben, wie wir ja schon bei der Bildung des Puppenstadiums eine Vorwölbung des Frontalsackes über das Kopfatrium konstatieren konnten und auch auf die Möglichkeit einer solchen Verschiebung desjenigen Abschnittes, welcher im jüngsten Larvenstadium durch den Besitz eines Medianzahnes ausgezeichnet ist, an anderer Stelle bereits hinweisen konnten. Daß solche Verschiebungen stattfinden können, ist in einer gewissen Dehnbarkeit des Gewebes und in einer Verschiebbarkeit seiner einzelnen Bestandteile begründet, und daß solche Veränderungen wirklich vorkommen, zeigt uns am besten das Verhalten des Saugmagens und des Pharynx der Fliegenlarve, die im Laufe der Puppenentwicklung allmählich zu einem ziemlich eng gebauten Rohre umgestaltet werden, wie wir im Späteren noch sehen werden. Diese Verschiebbarkeit und Veränderlichkeit der Teile macht es auch ungemein schwierig, in verschiedenen Entwicklungsstufen bestimmte Körperstellen immer wieder aufzusuchen und sicherzustellen, so daß wir mit einiger Verläßlichkeit derartige Identifizierungen von Körperstellen in den aufeinander folgenden Entwicklungsstadien nur dann vornehmen können, wenn dieselben besondere Eigentümlichkeiten aufweisen, wie z. B. Beziehungen zu bestimmten Nerven (vgl. Augenscheiben und Antennenscheiben) oder zur Mündung der Speicheldrüsen etc. Derartige stets erkennbare Leitpunkte aber geben uns immerhin den Anhalt für die Homo-

logisierung, bzw. Identifizierung bestimmter Körperstellen und einzelner Körperteile in den diversen Entwicklungsstufen. Die erwähnte Verschiebbarkeit der einzelnen Körperteile gegeneinander ermöglicht auch, daß der Prothorax sich seitlich soweit nach vorne schiebt, während er in der Medianebene und insbesondere in der ventralen Partie viel weiter zurückgezogen erscheint. Die vordersten Querschnitte durch das kryptocephale Puppenstadium treffen nur mehr jene Höcker, welche die Prothorakalstigmen tragen, sowie die Flügelanlagen; von ersteren Höckern dürfte wohl nur deren äußere und vordere Fläche als Prothorax zu deuten sein, während die innere Fläche, welche in den Frontalsack übergeht, wenigstens teilweise schon dem Kopfe zugerechnet werden könnte. Eine scharfe Grenze anzugeben, erscheint allerdings nicht möglich.

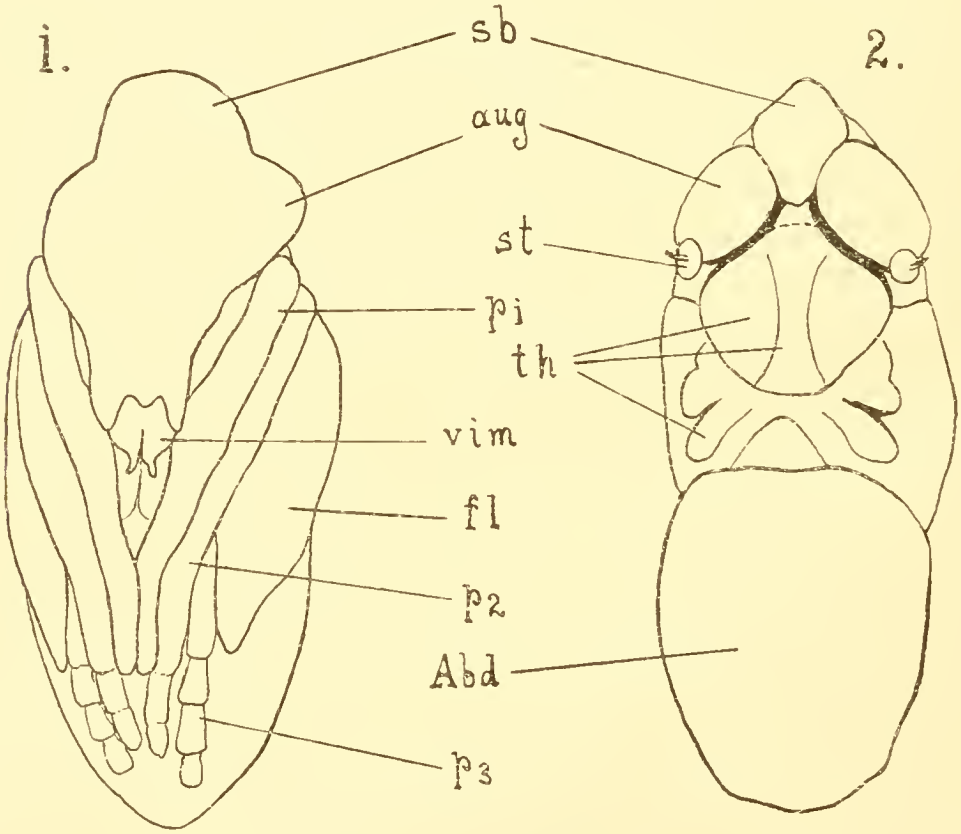
Im kryptocephalen Puppenstadium wird bereits eine neue Cuticula ausgebildet, die als Cuticula der Puppe (als Puppenscheide) zu betrachten ist; in meinen Textfiguren habe ich diese Cuticula nie eingezeichnet, um die Zeichnungen dadurch nicht zu komplizieren. Diese Cuticula stellt ein dünnes Häutchen dar, das an keiner Körperstelle zu einer festeren skelettartigen Bildung verwandelt wird. Diese Puppenscheide erstreckt sich als ein kontinuierliches Häutchen nicht nur über die äußere Körperfläche, sondern auch über die eingestülpten Kopfteile, also über den Frontalsack bis in dessen Hintergrund, über die bereits ausgestülpten ventralen Imaginalscheiben des Kopfes und auch über verschiedene innere Organe, besonders auf den Pharynx. In diesem sind in vielen Schnittserien von Individuen, an welchen bei der Konservierung durch Abkappung der vorderen Spitze der Puppentonne der präorale Kanal glatt durchschnitten und so das Cephalopharyngealskelet der Larve von der Puppentonne getrennt wurde, auch noch die Teile des larvalen Cephalopharyngealskelettes zu finden, da sie sich nur zum Teile aus dem Pharynx hervorgeschoben haben. Bei dem den Textfiguren *P* und *Q* zugrunde liegenden Individuum ist das Cephalopharyngealskelett zur Gänze herausgezogen. Es ist mir nicht verständlich, warum Lowne (18, Taf. XIX, *d*) an der kryptocephalen Puppe oder eigentlich sogar an einem noch früheren Stadium, das er Pronymphe nennt, die larvale „mouth-armature“ in ventraler Lage außerhalb des Puppenkörpers gezeichnet hat, statt im Lumen des Frontalsackes und des Pharynx, und dürfte dies auf einen Rekonstruktionsfehler oder auf Fehler in den der Rekonstruktion zugrunde liegenden Präparaten zurückzuführen sein. Auch in anderen Punkten, die nicht mit unserem Thema zusammenhängen, dürfte

jene Abbildung in der Arbeit Lownes nicht ganz den Tatsachen entsprechen.

3. Das phanerocephale Puppenstadium.

Zwischen dem beschriebenen cryptocephalen Puppenstadium und der darauf folgenden Entwicklungsstufe, welche mir zur Beobachtung vorlag, ist scheinbar ein großer Sprung; da ich aber Zwischenstufen nie vorfand, glaube ich annehmen zu müssen, daß der Übergang sehr rasch, vielleicht in wenigen Minuten stattfinde, wo-

Figur *R*.



Calliphora erythrocephala Mg.
1. Ventralansicht, 2. Dorsalansicht einer Puppe von ca. $2^1/_2$ Tagen mit frisch ausgestülptem Kopfe. Vergr. ca. 8fach. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.)

mit auch eine bekannte Beobachtung Weismanns übereinstimmen würde, der einmal die Ausstülpung des Fliegenkopfes an der Puppe direkt unter dem Deckglase beobachten konnte (35 *b*, p. 259). Das folgende Stadium zeigt nämlich bereits einen relativ entwickelten Kopf mit Rüssel-, Augen- und Fühleranlagen an der Oberfläche, es ist also bereits ein „phanerocephales" Stadium. Trotz der scheinbaren Verschiedenheit und der weitgehenden äußerlichen Umgestaltung glaube ich dennoch, daß zwischen den Entwicklungsstadien

von Textfigur *N, O, P, Q* einerseits und Textfigur *R, S, T* andrerseits kein übermäßiger Sprung sei, da ja alle jene Organe, die in der phanerocephalen Puppe an die Oberfläche treten, bereits in der kryptocephalen Puppe in ihren Einzelheiten angelegt sind, wenn auch allerdings verborgen in der Tiefe des Körpers und insbesondere des Frontalsackes. Wenn aber durch den erhöhten Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit auf den Vorderkörper, welcher nach Annahme mehrerer Autoren durch Kontraktionen des Hinterkörpers erzeugt wird und als die Ursache der Kopfausstülpung betrachtet wird, der Frontalsack nach vorne gedrängt und an die Oberfläche gepreßt wird, so gelangen alle im Epithel des Frontalsackes angelegten Organe und Organteile an die Oberfläche des nunmehr frei und offen angelegten Kopfes. Daß der erhöhte Blutdruck gleichzeitig auch bewerkstelligt, die zahllosen Fältchen des Frontalsackes zu einer gleichmäßig gewölbten Oberfläche zu glätten, wird unserem Verständnis keine Schwierigkeiten bereiten, und so sehen wir in der Tat aus dem durch Faltenbildungen so komplizierten Frontalsack einen ausgestülpten Kopf von relativ bedeutender Einfachheit und Einförmigkeit sich entwickeln, an dem nur die Augen- und Antennenanlagen, die Anlage eines relativ kurzen Rüssels, sowie des Vorderdarmes, der Speicheldrüsen und des Nervensystemes auffallen. Der larvale Muskelapparat ist zu dieser Zeitperiode verschwunden, auch die Cephalopharyngealmuskeln, deren einige in der Schnittserie der Textfiguren *P* und *Q* noch erhalten waren, sind nun fast unerkennbar geworden, neue Muskeln sind noch nicht augenfällig in Bildung begriffen und so sehen wir außer den erwähnten Organen nur eine große Menge von Fettzellen und sog. Körnchenkugeln, welche die Leibeshöhle des Kopfes erfüllen. Die zahllosen Fältchen des Frontalsackes im letzten Zeitpunkte des kryptocephalen Puppenstadiums sind alle durch Glättung verschwunden. Auch möchte ich ferner noch darauf hinweisen, daß mannigfache Epithelverdickungen des Cephalopharyngealapparates, die in der ersten Puppenzeit beobachtet werden können, und aus mehrschichtig angeordneten kleinen Zellen bestehen, zum Teile auch nicht besonderen Organen Ursprung gegeben haben, sondern unter allmählicher Umordnung ihres Zelllagers sich in einschichtiges Epithel verwandeln, das von den benachbarten Epithelpartien sich nicht weiter unterscheiden läßt.

Dies trifft vor allem für jene Cephalopharyngealscheibe zu, welche ich als an der Verwachsungsstelle bzw. Trennungsstelle von Frontalsack und Pharynx gelegen beschrieben habe, zum Teil an der Innenseite der Cephalopharyngealplatten gelegen ist, zum Teil

aber nach hinten getrennt auf Pharynx und Frontalsack sich erstreckt.

Wenn ich dieses Imaginalscheibenpaar seinerzeit bei *Eristalis* als Antennenscheiben bezeichnet hatte, so muß ich dies nunmehr richtigstellen. Diese Deutung, zu der ich durch Vergleich mit den Abbildungen bei Künckel d'Herculais gelangt bin, kann ich nicht weiter aufrecht erhalten, nachdem ich ihre weitere Entwicklung im Puppenalter selbst verfolgt habe. Noch weniger aber kann ich der Deutung beistimmen, welche Giacomini (7, p. 60) meinen Zeichnungen zu unterlegen suchte, der in meiner Taf. V, Fig. 12 und in Textabbildung 2, Fig. 5 (33 *a*) eine Oberlippenanlage zu erkennen glaubte, welche der sonst nur von Künckel d'Herculais beschriebenen Oberlippenimaginalscheibe entspräche. Künckel d'Herculais hat allerdings ein Imaginalscheibenpaar beschrieben und abgebildet, das er als Anlage der Oberlippe deuten zu müssen glaubte, die demnach aus paarigen Anlagen entstünde! So anerkennenswert die Untersuchungen Künckels sein mögen, dürfen wir uns doch nicht verhehlen, daß seine ausschließlich auf dem Wege der Präparationsmethode gewonnenen Forschungsergebnisse heute nicht mehr völlig befriedigen, da sie den Zusammenhang der Imaginalanlagen des Kopfes untereinander nicht mit Deutlichkeit erkennen lassen. So sind speziell die „Oberlippenscheiben" (15 *a*, *Pl.* VII, Fig. 2, *la*) jeglichen Zusammenhanges mit den übrigen Imaginalscheiben bar gezeichnet und ich bin nicht in der Lage, dieselben einigermaßen sicher mit irgend welchen Imaginalscheiben der Larve und Puppe von *Calliphora* noch auch der Larve von *Eristalis* identifizieren zu können.

Es wäre vielleicht nicht unmöglich, daß die von Künckel d'Herculais beschriebenen Imaginalscheiben der Oberlippe identisch wären mit den von mir als Cephalopharyngealscheiben bezeichneten Hypodermisverdickungen oder vielleicht auch mit jener imaginalscheibenartigen Einstülpung, die sich in der Region der einstigen dorsalen Halsspange bildet (Textfig. *O*, *dh*), wenn sie nämlich bei *Volucella* vielleicht schon zu Ende der Larvenzeit angelegt würde. Die Cephalopharyngealscheibe von *Calliphora* aber und die mit ihr sicherlich homologe Imaginalscheibe von *Eristalis*, die ich seinerzeit als Antennenscheibe bezeichnet hatte, und die auch bei *Eristalis* an jener Stelle des Cephalopharyngealapparates liegt, wo der Frontalsack seine seitliche Verbindung mit dem Pharynx aufgibt, bildet nicht den Ausgangspunkt für die Entstehung der Oberlippe, sondern verschwindet späterhin durch Ausglättung. Eher kann man

mit der Oberlippe die in der Gegend der dorsalen Halsspange sich bildende Hypodermiseinstülpung in Verbindung bringen, deren ich eben Erwähnung getan habe, und die tatsächlich wenigstens einen Teil der sogenannten Oberlippe der Fliegenimago bildet.

Ob ferner die Antennenscheibe in der Darstellung Künckels tatsächlich die Anlage der Antennen darstellt, möge auch noch dahin gestellt bleiben (Taf. VII, Fig. 2, *f*), da die Präparationsmethode Künckels leicht auch Zerrbilder ergibt, die irrtümliche Auslegung verursachen. Die neuere Methode der Untersuchung derartiger Entwicklungsvorgänge an Schnittserien gibt in mancher Hinsicht jedenfalls diesbezüglich klarere Vorstellungen und läßt die Befunde Künckels revisionsbedürftig erscheinen. Es wird sich voraussichtlich dann der Zusammenhang auch bei *Volucella* anders darstellen, als Künckel ihn dargetan hat.

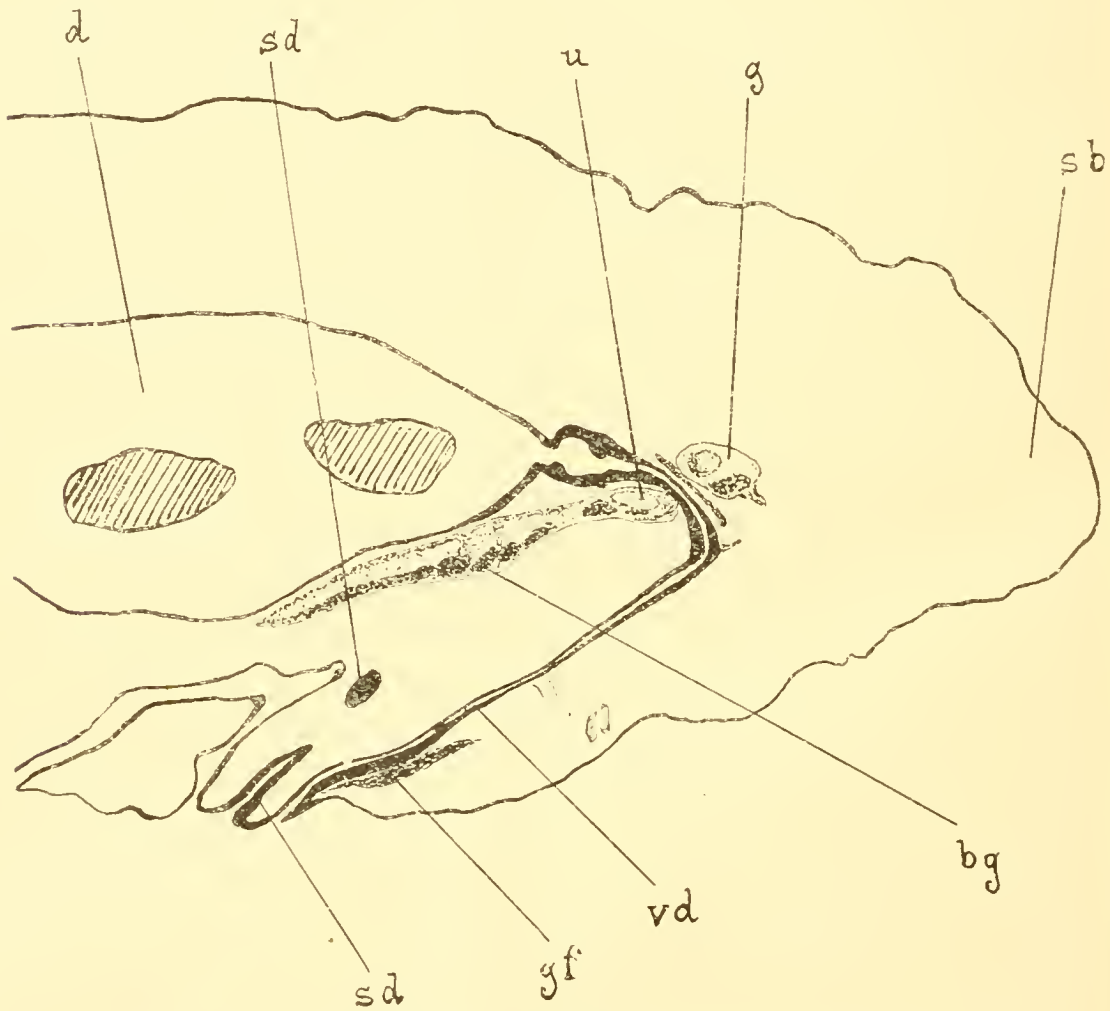
Um nun zu unserer Darstellung zurückzukehren, weisen wir auf die Textfiguren *R*, *S* und *T* hin, die das jüngste phanerocephale Puppenstadium in toto, im Längsschnitt und in Querschnitten uns vorführen.

Durch die Ausstülpung des Frontalsackes wird eine Umordnung der in demselben angelegten Organe bewerkstelligt derart, daß die hintersten Teile des Frontalsackes zum terminalen Vorderende des Kopfes werden und die vordersten Abschnitte, also die Wurzel des Frontalsackes, in die Bildung des hinteren Teiles des Kopfes eingehen. Mit der Kopfausstülpung geht Hand in Hand ein Vorrücken des zentralen Nervensystems und eine Umgestaltung desjenigen Abschnittes des Darmkanales, welcher in der Larve das Kopfatrium (Halsteil), den Pharynx und Oesophagus gebildet hatte. Diese nunmehr verschmolzenen Teile bilden ein engeres Rohr (Textfig. *S*, *vd*), das von der Mundöffnung bis zur Schlundkommissur in annähernd gleicher Weite zieht, aber nicht mehr wie in der Larve von vorne geradlinig nach hinten streicht, sondern bogenförmig verläuft, von der Mundöffnung nämlich erst nach vorne sich wendet und dann in einem Bogen nach hinten umbiegt. Diese Lage ist die Folge einer Drehung des larvalen Vorderdarmes (Pharynx), bei der die dorsale Seite den weiteren Bogen zurückzulegen hat, als die ventrale Seite, welche letztere infolgedessen am Mundrande über die dorsale Seite vorragt.

Das hintere Ende der Rüsselanlage bilden daher jene beiden zapfenartigen Gebilde, welche aus den ventralen Kopfscheiben hervorgegangen waren, die nunmehr aber etwas seitwärts auseinander streben (Textfigur *R*, 1, *vim*). Nahe der Spitze des Rüssels finden

wir die Mündung des unpaaren Ausführungsganges der Speicheldrüsen (Textfigur *S, sd*) und vor derselben die Mündung des Darmkanales. Darmkanal und Speicheldrüsengang haben infolge der Drehung des Vorderdarmes ihre Lage zueinander geändert, der Darmkanal liegt im Rüssel ventral von Speicheldrüsengang und näher der ventralen (vorderen) Außenseite des Rüssels, die aus der inneren

Figur *S*.

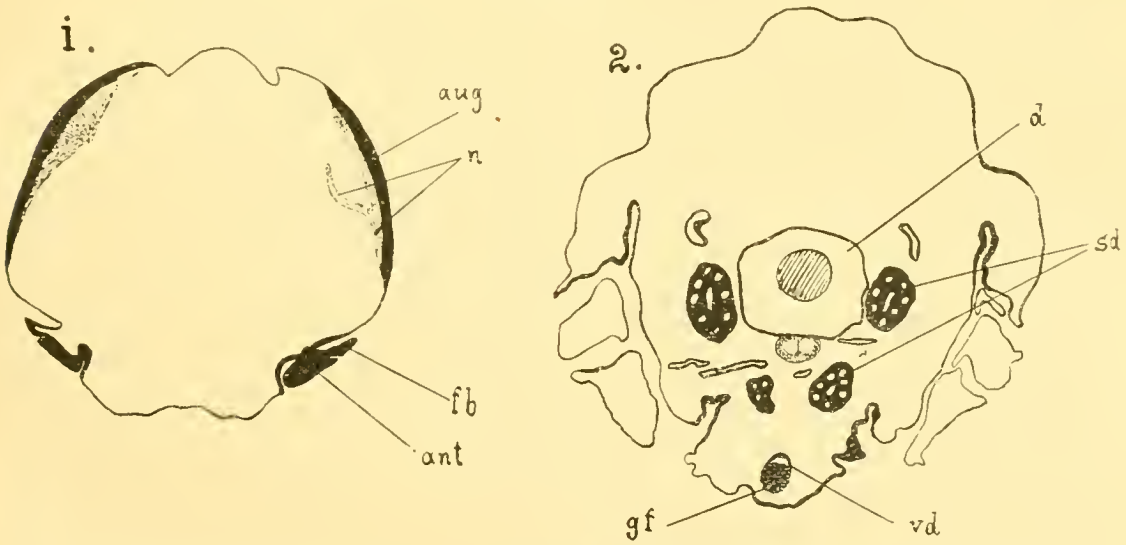


Längsschnitt durch das Vorderende einer *Calliphora*-Puppe von ca. $2^1/_2$ Tagen. Vergr. 30fach. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.)

oder ventralen Wand des Frontalsackes hervorgegangen ist, während der Speicheldrüsenausführungsgang der inneren (hinteren) Wand des Rüssels benachbart ist, welche aus der Region der larvalen Unterlippe sich gebildet hat und in ziemlich scharfem Winkel in die ventrale Wand des Prothorax umbiegt. Am Vorderdarme ist nahe dessen Mündung nervöses Gewebe zu finden; dies ist jene Stelle, welche im larvalen Pharynx von der dorsalen Halsspange bedeckt ist (Epipharynx nach Holmgren).

Bei Betrachtung von phanerocephalen Puppen in toto (Textfig. *E*) fällt auf, daß sowohl in der Ventralansicht, wie auch in der Dorsalansicht die Augenanlagen *(aug)* halbkugelige Vortreibungen bilden; bereits für das kryptocephale Puppenstadium haben wir eine teilweise Absackung der Augenanlagen vorbereitet gefunden. Das Vorderende der phanerocephalen Puppe wird zunächst durch einen terminalen Höcker *(sb)* eingenommen, der aus dem hinteren medianen Blindsack des Frontalsackes sich gebildet hat. Derselbe ist aber nur bei den jüngeren phanerocephalen Puppen voll erkennbar; späterhin stülpt sich seine Wand allmählich ein und wird zur Stirnblase*) der Imago, also zu jenem aus- und einstülpbaren Organe

Figur *T*.



Zwei Querschnitte durch eine *Calliphora*-Puppe von $2^1/_2$ Tagen.
1. Region der Augen- und Antennenanlagen; 2. Region der Basis des Fliegenrüssels.
Vergr. ca. 12fach. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.)

der jungen Fliege, welches zur Sprengung der Puppentonne verwendet wird, und deren Aus- und Einstülpung bei frisch ausgeschlüpften Fliegen oft und wiederholt beobachtet ist. Die Mündungsstelle dieser Stirnblase ist als Lunula der Schizophora bekannt. Da der ausgestülpte Kopf die einzelnen Organe in umgekehrter Reihenfolge aufweist wie der Frontalsack der Larve und kryptocephalen Puppe, so finden wir in den Querschnitten die Anschnitte der Augen und Antennen sehr weit vorne (Textfigur *T* 1, *aug* und *ant*); sie sind

*) Anmerkung: Da in der englischen Literatur die Stirnblase als „frontal sac" bezeichnet wird, sei hier ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß der von mir als „Frontalsack" bezeichnete larvale Blindsack nicht der „Stirnblase" homolog ist, welche letztere nur aus dem hintersten medianen Zipfel des Frontalsackes hervorgeht.

mit dem Ganglion opticum bzw. dem zentralen Nervensystem durch nervöse Stiele *(n)* verbunden wie bereits in den vorangegangenen Stadien der Entwicklung. Die Antennenanlage ist noch relativ platt, aber durch eine Falte deutlich von ihrer Umgebung abgesondert, wie dies besonders an Querschnitten (Textfigur *T*, 1) erkannt werden kann; überdies ist von ihr außen eine kleinere Partie der Imaginalscheibe abgesondert, die einen etwa kegelförmigen Zapfen darstellt und sich späterhin zur Fühlerborste *(fb)* auswächst.

Der Kopf ist anfänglich gegen den Prothorax nur undeutlich abgesetzt, erst später entwickelt sich insbesondere dorsal und lateral jene Einschnürung, die den Kopf deutlich vom Thorax abgrenzt.

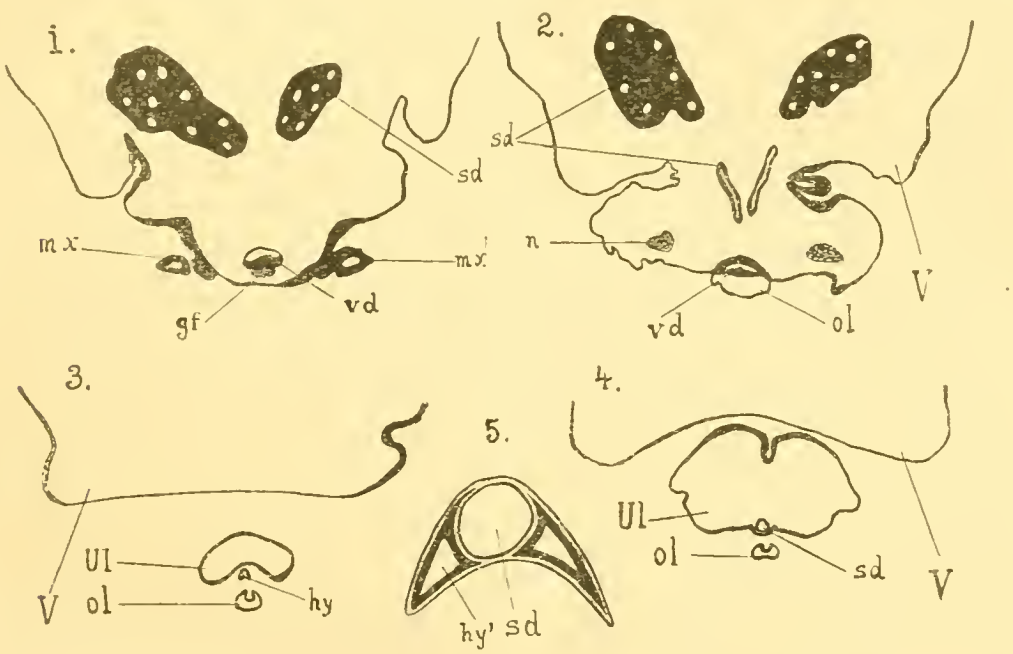
4. Die Entwicklung der Mundteile.

Der Rüssel von *Calliphora* bildet in der ersten Zeit des phanerocephalen Puppenstadiums ein ungeteiltes Gebilde, das noch nicht die für den Fliegenrüssel charakteristischen Teile gesondert aufweist. Eine der ersten Bildungen, welche sich vom einheitlichen Rüssel der Puppe ablösen, sind die Maxillartaster, die ihre Entstehung einer sich allmählich abschnürenden seitlichen Falte der Rüsselanlage verdanken (Textfigur *U*, 1, *mx*). Dann entwickelt sich die Oberlippe, indem der Vorderdarm im Bereiche der Rüsselanlage eine dorso-ventral abgeplattete Form annimmt, sein Epithel sich am Seitenrande verdickt und mit nach innen einspringenden Falten der Hypodermis des Rüssels verwächst (Textfigur *U*, 2 *vd*), worauf dann längs dieser Verwachsungszone eine Spalte sich ausbildet, welche die Oberlippe von der darüber gelagerten (morphologisch aber ventralwärts gelegenen) Unterlippe abtrennt. An der dem Körper (Prothorax) zugewandten Fläche der beiden Gebilde, welche aus den ventralen Kopfscheiben hervorgegangen sind, bilden sich später jene eigentümlichen Rinnen, die den Labellen das typische Aussehen verleihen.

Die Oberlippe ist anfänglich im Querschnitte oval und dorsoventral stark abgeplattet. Allmählich vertieft sich ihre Innenfläche, welche aus der Dorsalwand des larvalen Kopfatriums und Pharynx hervorgegangen ist, in der Mittellinie rinnenförmig (Textfig. *U*, 3, *ol*). An der gegenüberliegenden Wand aber legt sich der Ausführungsgang der Speicheldrüsen mehr und mehr an das Epithel an, das der ventralen Pharynxwand der Larve entstammt, sich an dieser Stelle vorwulstet (Textfigur *U*, 4, *sd*), und so den Speicheldrüsengang

allmählich mit einer Scheide umgibt, die dann sich von ihrem Zusammenhange mit ihrem Mutterboden, der Unterlippe, loslöst, wodurch der freie Hypopharynx (Textfigur *U*, 3, *hy*) gebildet wird; dieser entsteht also entwicklungsgeschichtlich aus 2 Epithelschichten, einer äußeren, welche aus der Wand des in der Rüsselanlage eingeschlossenen Vorderdarmes und in letzter Linie aus der ventralen Wand des larvalen Pharynx entsteht, und einer inneren, die ihre Entstehung dem unpaaren Ausführungsgange der Speicheldrüsen verdankt. Diese beiden Hypodermisschichten des Hypopharynx ent-

Figur *U*.



Fünf Querschnitte durch die Rüsselanlage der Puppe von *Calliphora erythrocephala Mg.* 1. und 2. von einer ca. 47stündigen Puppe, die schon phanerocephal war; 3. von einer ca. 90stündigen Puppe; 4. von einer ca. 66stündigen Puppe; Vergr. 25fach; 5. Querschnitt des Hypopharynx einer älteren Puppe (Cuticula punktiert gezeichnet); Vergr. 350fach. (Buchstabenbezeichnung wie auf den Tafeln.)

wickeln auch selbständige cuticulare Abscheidungen. Das mediane Lumen des Hypopharynx (Textfigur *U*, 5, *sd*) ist also das Lumen des Speicheldrüsenausführungsganges, zu dessen beiden Seiten Epithelsäckchen *(hy')* sich bilden, welche Divertikeln der Leibeshöhle darstellen und durch Verwachsung der beiden Hypodermisschichten des Hypopharynx in der medianen Sagittalebene erklärt werden können. In der medianen Sagittalebene werden die verwachsenen Epithelpartien zur Gänze in Cuticula umgewandelt (Textfigur *U*, 5).

Die Annahme Weismanns, daß die „Kieferborste" (= Hypopharynx) aus paarigen Stücken verwachse (35 *b*, p. 276), ist also nicht zutreffend; der Hypopharynx ist im neugebildeten Rüssel

des jüngsten phanerocephalen Puppenstadiums noch mit der Rüsselanlage verschmolzen und bildet sich durch Abschnürung von demselben in der vorbeschriebenen Weise direkt als ein unpaares Gebilde; vielleicht hat Weismann die bei der Verwachsung und Cuticularisierung der medianen Teile der Hypopharynxepithelien sich bildenden seitlichen Epithelsäckchen als die paarigen Anlagen angesehen, durch deren Verschmelzung der Hypopharynx gebildet würde.

Die Rinne der Oberlippe ist ein Derivat des in der Rüsselanlage eingeschlossenen Vorderdarmes der Puppe, die gefurchte Innenfläche der Oberlippe selbst entspricht der dorsalen Wand des larvalen Pharynx und des Halsteiles des Kopfatriums, während ihre Außenfläche aus den medianen Partien des inneren (ventralen) Frontalsackepithels sich gebildet hat. Wenn manche Autoren die dorsale Halsspange der Larve mit dem Epipharynx oder besser gesagt mit der Innenfläche der sog. Oberlippe der Imago identifizieren wollen, so kann man hierzu bemerken, daß zwar tatsächlich die Region der dorsalen Halsspange in die Bildung der Oberlippe (bzw. des Epipharynx) eingeht, daß sie aber nicht den einzigen Bildungsfaktor dieses imaginalen Organes darstellt, an dessen Bildung noch weitere Teile des larvalen Pharynx beteiligt sind, die hinter der dorsalen Halsspange gelegen sind, wie man aus der Länge der Oberlippe und ihrer freien Innenwand erschließen kann. Die Nerven, welche zur dorsalen Halsspange in Beziehung stehen, sind in der Oberlippe gleichfalls wieder zu finden (vgl. Textfig. *S*, *T*, 2 und *U*, 1, *gf*). Die Homologie zwischen hinterer ventraler Halsspange und Hypopharynx nachzuweisen, wie dies Pantel getan hat, welcher das an der Speicheldrüsenmündung gelegene Skelettstück als „plaque hypopharyngienne" bezeichnete (24, p. 84 ff.), stößt auf noch andere Schwierigkeiten. Der imaginale Hypopharynx entsteht aus jenem Teile des Pharynx, welcher dem Ausführungsgange der Speicheldrüsen benachbart ist, sein vorderes Ende also dort hat, wo die Speicheldrüsen in das Kopfatrium münden. Diese Stelle ist aber bei der Larve am Hinterrande der ventralen hinteren Halsspange zu suchen; auch die Nerven, welche zur hinteren ventralen Halsspange in Beziehung stehen, scheinen mir nicht den Hypopharynx zu innervieren, sondern eher vielleicht die Unterlippe selbst. Ich glaube daher, daß wir die dorsale Halsspange nicht dem gesamten „Epipharynx" homologisieren dürfen, sondern nur einem Teile der Innenfläche der Oberlippe und daß die hintere ventrale Halsspange an der Bildung des Hypopharynx überhaupt nicht oder nicht wesentlich beteiligt, demselben daher auch nicht homolog ist.

Es ist ja möglich, daß bei anderen cyclorhaphen Fliegenlarven die hintere ventrale Halsspange sich weiter nach hinten über die Einmündungsstelle der Speicheldrüsen hinaus ausdehnt, wie dies z. B. aus den Abbildungen Pantels von *Thrixion halidayanum* erschlossen werden könnte (24, Taf. I, Fig. 27 und Taf. II, Fig. 29), und dann einen größeren Anteil an der Bildung des imaginalen Hypopharynx nähme; eine derartige Verschiedenheit der Ausbildung und des Umfanges der hinteren ventralen Halsspange würde nach meiner Ansicht aber erst recht darauf hindeuten, daß diese Spange eine Neubildung rein cuticularer Natur sei, und mit dem echten Hypopharynx der Imago nichts direkt gemein habe.

Eine Homologie zwischen den vorderen ventralen Halsspangenstücken, die gleichfalls von manchen Autoren als „Hypopharynx" bezeichnet werden, mit dem imaginalen Hypopharyx erscheint mir noch weniger denkbar.

Im Hinblick darauf, daß mir die Homologie der Teile des larvalen Cephalopharyngealapparates und dessen Skelettes mit den imaginalen Mundteilen nicht von vornherein so sicher erschien, wie manche Autoren dies annahmen, habe ich es vorgezogen, für die Teile des larvalen Cephalopharyngealskelettes Bezeichnungen zu wählen, welche tunlichst deren morphologischer Deutung nicht präjudizieren.

Die Entwicklung der Maxillartaster, der Oberlippe und des Hypopharynx geht derart vor sich, daß sich zunächst das distale Ende dieser Organe abschnürt und dieser Differenzierungsprozeß allmählich gegen das proximale Ende der Mundteile fortschreitet; wir finden daher in den Schnittserien stets das distale Ende dieser Organe weiter entwickelt als den proximalen Teil, so daß wir in einer Schnittserie den ganzen Entwicklungsprozeß vor uns sehen.

Aus dem ursprünglich einheitlichen Rüssel und dem von ihm eingeschlossenen Vorderdarme, dessen vorderer Teil dem Halsteil und Pharynx der Larve entspricht, entstehen also durch Abschnürung jene Gebilde, die wir nach Kraepelins (39) und anderer Autoren Vorschlag Unterlippe, Hypopharynx und Oberlippe nennen. Da hierbei die definitive Mundöffnung an jene Stelle verlegt wird, wo Hypopharynx und Oberlippe mit der Unterlippe verwachsen, so wäre diese Stelle in der Larve weit entfernt von der larvalen Mundöffnung, etwa im hinteren Teile des Pharynx zu suchen! Genau läßt sich einstweilen wohl diese Stelle in der Larve nicht feststellen, da der Pharynx und Oesophagus der Larve sich in der postembryonalen Zeit nicht mehr deutlich unterscheiden lassen. Sicher aber

darf das Cephalopharyngealskelett oder auch nur dessen im Bereiche des Pharynx und Frontalsackes gelegener Teil, also die cephalopharyngealen Platten und die beiden Grätenpaare, nicht homologisiert werden mit jenen Skeletteilen des Fliegenrüssels, welche (morphologisch) hinter der definitiven Mundöffnung liegen, da erstens an deren Bildung der Frontalsack nicht mehr den nämlichen Anteil nimmt wie bei der Larve und da zweitens aus den vorderen Teilen des Pharynx ein Teil der Innenwand der Oberlippe, die Außenfläche des Hypopharynx und vielleicht auch ein Teil der der Oberlippe zugewandten Fläche der Unterlippe entstehen. Die eigenartige Entstehung der Ober- und Unterlippe, wie auch des Hypopharynx und der Maxillartaster aus Teilen des anfänglich einheitlichen Puppenrüssels, bzw. aus Teilen des larvalen Kopfatriums, Pharynx und Frontalsackes, ließe es sicherlich wünschenswert erscheinen, die embryonale Entwicklung dieser larvalen Teile, vor allem aber des Pharynx selbst, eingehender festzustellen, als es seinerzeit Weismann in Anbetracht der damaligen Untersuchungsmethoden möglich war.

Die letzten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge bei der Bildung der Mundteile betreffen deren definitive Gestaltung und die Ausbildung des cuticularen Imaginalskelettes; wir haben die Bildung der Mundteile so weit verfolgt, bis wir alle deren selbständige Teile angelegt sahen. Eine gewisse Streckung der einzelnen Mundteile in die Länge, die völlige Entfaltung der Labellen und die Bildung der Skeletteile bilden den entwicklungsgeschichtlichen Abschluß.

Wenn wir auch für manche spezielle Teile der Larve annähernd angeben können, zu welchen imaginalen Bildungen sie sich umgestalten, so begegnet dies doch derzeit noch bezüglich vieler Teile des larvalen Cephalopharyngealskelettes großen Schwierigkeiten. Wenn z. B. auch die vorderen ventralen Halsspangenstücke annähernd in jener Körperpartie gelegen sind, die bei der Imago als Mentum ausgebildet ist, so erscheint eine sichere Homologisierung beider doch nicht möglich (vgl. Holmgren, 13, p. 353); wir besitzen leider zu wenig fixe Punkte im Cephalopharyngealapparat, deren Verlagerung während der postembryonalen Zeit wir mit Sicherheit verfolgen könnten. Wir sind daher bezüglich des Vergleiches des larvalen und imaginalen Baues in manchen Punkten nur auf approximative Schätzungen angewiesen.

Immerhin haben sich bereits gewisse Anhaltspunkte für die morphologische Vergleichung des larvalen und imaginalen

Kopfes ergeben, denen wir nun noch einige Bemerkungen über die Morphologie jener Teile zufügen wollen, welche das Chitinskelett der larvalen Mundhöhle bilden. Während der Medianzahn des ersten Larvenstadiums entsprechend den Anschauungen Lownes oder doch annähernd im Einklange mit seiner Deutung jenem Körperteile angehört, aus welchem die imaginale Oberlippe oder doch wenigstens deren distales Ende gebildet wird, erscheinen Dorsalwulst und die paarigen Mundhaken an der Bildung der Mundteile nicht beteiligt.

Diese larvalen Skeletteile liegen im dorsalen Dache der larvalen Mundhöhle und deshalb vor der Einmündung des Frontalsackes; die Region des Dorsalwulstes und der paarigen Mundhaken stellt die verbindende Partie zwischen der äußeren oder dorsalen Wand des Frontalsackes und dem dorsalen Körperintegument dar. Bei der Ausstülpung des Frontalsackes können diese Körperteile daher nur an der Bildung dorsaler Körperteile der Imago sich beteiligen, etwa an der Bildung der occipitalen Kopfregion, nicht aber an der Bildung der ventral gelegenen Mundteile. Wir müssen daher die paarigen Mundhaken als rein cutieulare Neubildungen betrachten, die mit den typischen Mundteilen der Arthropoden nicht in Zusammenhang gebracht werden dürfen, die daher weder als „Mandibeln" noch als „Maxillen" erklärt werden können. Der Dorsalwulst stellt eine larvale Hypodermiswucherung dar, die fortschreitend chitinisiert wird und in der Zeit der Verpuppung mit Ausnahme eines basalen Saumes zur Gänze in Chitin umgewandelt ist.

Holmgren hat die paarigen Mundhaken der cyclorhaphen Dipterenlarven *(Musca* und *Microdon)* mit den Mandibeln der *Phalacrocera*-Larve homologisiert (13, p. 352, 353), Andries ließ die Frage unentschieden (2, p. 336), Becker aber sprach sich gegen diese Deutung (wenigstens vorläufig) aus. Auch ich kann in der Beweisführung bei Holmgren nichts Überzeugendes finden, und vermag mich seiner Meinung nicht anzuschließen, daß die von Weismann bereits bestrittene Ansicht, Mundhaken und Mandibeln seien homolog, zu Recht bestehe.

Auf Schwierigkeiten stößt die Weismannsche Annahme (35*a*, p. 182), daß an der Bildung der Sinnespapillen am Vorderende der Muscidenlarven die Anlagen der Antennen und der Maxillentaster beteiligt seien. Da die definitiven Antennen in der Tiefe des Frontalsackes angelegt werden, erscheint mir die Teilnahme der Antennen an der Bildung der larvalen Sinneslobi recht fraglich, selbst

wenn wir die Neuanlage der Antennen als einen Regenerationsprozeß auffassen würden. Noch fraglicher erscheint aber die Deutung des einen Papillenpaares als Maxillentaster, da ja die Region der larvalen Sinneslobi durch den ganzen Raum des Frontalsackes von der Mundöffnung getrennt werden, und diejenigen Organe, welche als Maxillartaster der Imago gedeutet werden, an einer ganz anderen Stelle sich entwickeln. Über diese Fragen könnte nur eine Untersuchung der Embryonalentwicklung auf Grundlage der heutigen Untersuchungsmethoden weiteren Aufschluß geben.

V. Über die sogen. Reduktion des Kopfes der Fliegenlarven.

Wir wollen uns zum Schlusse noch mit einer anderen Frage befassen, die neuerer Zeit von Holmgren (13) aufgeworfen und von ihm wie auch von Becker (4) in anderem Sinne beantwortet wurde, als wie Weismann sich in der Vorzeit darüber ausgesprochen hatte. Die Frage lautet: Ist der Kopf cyclorhapher Fliegenlarven „eingestülpt“ oder „eingezogen“?

Weismann hat den Kopf der Fliegenlarve als „eingestülpt“ betrachtet und glaubte direkt in der Embryonalentwicklung beobachtet zu haben, wie die vordersten Teile der embryonalen Kopfanlage sich nach hinten und in die Tiefe einsenken. Weismann nahm an, daß aus diesen eingestülpten Teilen des Kopfes der „Schlundkopf“ entstünde, also jener Teil, den wir jetzt in der Hauptsache als Pharynx bezeichnen. Die direkte Umgestaltung des eingestülpten Kopfendes in den „Schlundkopf“ hat Weismann allerdings nicht beobachtet, sondern nur erschlossen, weil sich der Schlundkopf zu jener Zeit bilden soll, zu der die Einstülpung des Kopfendes erfolgt (35 *a*, pag. 181). Weismann konnte auch einen direkten Nachweis für diese Umwandlung zur damaligen Zeit nicht erbringen, da ihm noch nicht die heutige Technik des Mikrotomes zur Verfügung stand. Indem wir hier die Frage der embryonalen Entwicklung des Pharynx nicht weiter berühren, wollen wir uns nur die Frage stellen, ob ein Teil des larvalen Cephalopharyngealapparates als „eingestülpter“ Kopfteil zu betrachten ist oder ob der Kopf in der Larve „eingezogen“ sei, wie Holmgren und Becker annehmen. Im ersteren Falle müssen wir dann noch weiter unterscheiden, ob ein larvaler Abschnitt als eingestülpter Kopfteil betrachtet werden muß, der in der Embryonalperiode bereits einmal ausgestülpt war, oder ob vielleicht nur eine imaginalscheibenartige Einstülpung sich findet, die erst während der postembryo-

nalen Entwicklung zum ersten Male eine ausgestülpte Lage einnimmt.

Holmgren hat, ebenso wie auch Becker, die vorliegende Frage auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen an verschiedenen Dipterenlarven zu lösen gesucht. Nach Holmgren ist der Kopf einer *Phalacrocera*-Larve in den Thorax zurückgezogen, so daß er von einer Falte der Haut umschlossen ist, an deren Bildung Kopf und Thorax beteiligt sind. Mit diesem Zustande von *Phalacrocera* homologisiert Holmgren den Bau des larvalen Vorderendes von *Microdon* und einer Muscide.

Becker hat diese Anschauung Holmgrens auf breitere Basis zu stellen gesucht, indem er eine etwas größere Zahl von Dipterenlarven untersuchte und so eine entwicklungsgeschichtliche Reihe aufzustellen versuchte, in welcher die Gattungen *Simulia, Chironomus, Stratiomys, Atherix* und *Musca* in der genannten Reihe sich folgen sollen. Becker hat seine Anschauung in sehr instruktiven Schemen dargestellt, welche den „eingezogenen" Larvenkopf darstellen sollen (4. Taf. 19, Fig. 27—31), aber auch deutlich die Schwierigkeiten zeigen, welchen diese Auffassung begegnet.

Darnach müßte von den beiden Wänden des Frontalsackes die äußere größtenteils als Thorax, die innere als Kopfwand betrachtet werden, und die Grenze zwischen Kopf und Thorax wäre in der Tiefe des Frontalsackes gelegen. Eingestülpt wäre also ein Teil des Thorax und nicht der Kopf, welcher letztere nur zurückgezogen in das Innere des Thorax wäre. Becker selbst hat auf die Schwierigkeit hingewiesen, welche diese Erklärung des larvalen Fliegenkopfes in Hinsicht auf Weismanns Beobachtung einer Einstülpung des embryonalen Vorderendes und in Hinsicht auf die Deutung Weismanns bezüglich der larvalen Sinneslobi als Maxillentaster und Antennen begegnet. Auf eine andere Schwierigkeit, welche uns die Holmgren-Beckersche Auffassung bereitet, sei hier verwiesen.

Faßt man nämlich den Kopf der Fliegenlarve als eingezogen auf, so darf die ursprüngliche Kopfspitze ihre Lage bei der Einziehung nicht ändern, sondern muß nach vorne gerichtet bleiben. Wir müßten daher als vordere Spitze des Kopfes einer Larve des ersten Häutungsstadiums den Medianzahn betrachten. Diese Deutung widerspricht aber dem Umstande, daß aus diesem Kopfteile der Larve nicht das Vorderende des Kopfes hervorgeht, sondern die Spitze der Oberlippe, welche doch nicht einen Teil des vordersten Kopfsegmentes darstellt. Eine Einziehung des Kopfes in den

Thorax würde ferner eine den Kopf allseits einschließende Faltenbildung bedingen, wie dies Holmgren von der *Phalacrocera*-Larve (13. p. 346, Fig. 3) und Becker wenigstens andeutungsweise bei *Stratiomys* und *Atherix* (4. Taf. 19. Fig. 29, 30) im Längsschnitte darstellt. Im Längsschnitte einer Muscidenlarve ist aber von einer derartigen, durch die Einziehung des Kopfes entstehenden Faltenbildung ventral absolut nichts zu bemerken. Becker ist im Texte über diese Schwierigkeit hinweggegangen und hat sich in seinem Schema einer solchen Larve darüber hinweggeholfen, indem er ventral doch die Hypodermis des Kopfes „eingestülpt", d. h. ins Innere umgeschlagen zeichnete und die ventrale Kopfwand nicht als eingezogen darstellte (4. Taf. 19, Fig. 31).

Damit fällt auch der wesentliche Unterschied zwischen einer Einziehung und Einstülpung, wenn man mit Becker annimmt, daß die Einziehung asymmetrisch erfolge, also eigentlich nur auf die Dorsalseite sich beschränke. Es dürfte dann auch schwer sein, die Bezeichnung „Einziehung" beizubehalten, wenn man bedenkt, daß die tiefe Sackbildung der Dorsalseite gegen die Ventralseite nicht allmählich ausklingt, was nicht einmal dann behauptet werden könnte, wenn man die seitliche Verbindung des Frontalsackes mit dem Pharynx, also das von den larvalen Cephalopharyngealplatten ausgefüllte seitliche Lumen hierfür in Anspruch nehmen möchte, da ja auch diese seitliche Verbindung des Frontalsackes mit dem Pharynx sich nur auf den vordersten Teil des Frontalsackes beschränkt. Von diesen sich nur wenig nach hinten ausdehnenden lateralen Verbindungsteilen des Frontalsackes und des Pharynx abgesehen aber stellt der Frontalsack nichts anderes dar, als einen tiefen Blindsack, für den die Bezeichnung Einziehung mir weniger zuzutreffen scheint, als die Bezeichnung Einstülpung. Da mit der Ausstülpung des Frontalsackes gleichzeitig auch eine Drehung vor sich geht, durch die das Vorderende des Kopfatriums bezw. des Pharynx nach hinten gekehrt und zur Spitze der Ober- und Unterlippe wird, dürfte als wesentlicher Unterschied in der Auffassung Holmgrens und Beckers einerseits und anderer Autoren andrerseits die Deutung der Wände des Frontalsackes übrig bleiben, die nach Holmgren und Becker nicht durchwegs dem Kopfe, sondern wenigstens teilweise dem Thorax angehören sollen.

Es scheint mir aber auch für die Annahme, daß die dorsale äußere Wand des Frontalsackes wenigstens zu einem großen Teile dem Thorax angehöre, ein zwingender Grund noch nicht vor-

zuliegen. Anatomische Eigentümlichkeiten der Muscidenlarven werden hierfür nie angeführt, und die Ergebnisse des Vergleiches mit den Larven niederer stehender Dipteren bedürfen einer sehr vorsichtigen Kritik.

Die Berücksichtigung der Längsschnittbilder in Textfigur *H* und *O* und der Gesamtansichten des Puppenvorderendes *N* und *R* scheinen mir für die Entscheidung der morphologischen Deutung des Frontalsackes und des larvalen Fliegenkopfes von Wichtigkeit. Im kryptocephalen Puppenstadium mündet der Frontalsack frei nach außen, ist aber noch als Blindsack wohl erhalten. Wie der Vergleich von Textfigur *N* und *R* ergibt, ist im kryptocephalen Stadium der Thorax bereits deutlich entwickelt und zeigt am Dorsum die verschiedenen Teile kaum minder deutlich als im phanerocephalen Stadium unmittelbar nach der Kopfausstülpung. Wir müssen daher annehmen, daß die aus der Ausstülpung des Frontalsackes hervorgehenden Körperteile jenen entsprechen, welche wir in der kryptocephalen Puppe äußerlich noch nicht entfaltet gesehen haben, und dies ist der Kopf. Längsschnitte belehren uns ferner darüber, daß in der phanerocephalen Puppe die imaginalen Anlagen der Augen durchaus nicht an den Hinterrand des Kopfes reichen und wir müssen daher als Anlage der dorsal hinter den Augen gelegenen Kopfwand die in der Larve dorsal vor den Augenscheiben gelegenen Teile des Frontalsackes, also dessen Dorsalwand in Anspruch nehmen. Auch die Beschaffenheit der larvalen Cuticula scheint mir dafür zu sprechen, daß die Grenze zwischen Prothorax und Kopf nicht in dem eingestülpten Frontalsack, sondern an dem zutage liegenden Integument zu suchen sei, und zwar auch für die dorsale Körperregion. Es ist an den Larven eine mit Chitinzähnchen bewehrte Wulstbildung ziemlich weit vor den Prothorakalstigmen erkennbar, die den ganzen Körper umzieht und ventral hinter dem larvalen Munde verläuft; es scheint mir kein genügender Grund vorzuliegen, diesen Wulst nicht ebenso als Segmentgrenze zu betrachten, wie wir dies bezüglich anderer völlig ähnlicher Wülste zwischen den einzelnen Rumpfsegmenten tun.

Ich glaube daher, daß wir im Frontalsack eine Anlage des Kopfes zu erblicken haben und nicht eine Anlage von Kopf und Thoraxteilen, und daß diese imaginalscheibenartige Kopfanlage während der Puppenzeit „ausgestülpt“ werde und daher während der Larvenperiode als ein „eingestülpter Kopfteil“ betrachtet werden müsse. An dieser Auffassung ändert der Umstand nichts, daß

das Lumen des Frontalsackes in der Larvenperiode fast zur Gänze von Chitinabscheidung erfüllt ist. Morphologisch muß der Frontalsack doch als ein hohler Blindsack betrachtet werden.

Wenn aber auch der Frontalsack ein eingestülpter Teil des Kopfes, und zwar eine Einstülpung des vorderen und dorsalen Teiles des Kopfes ist, so können wir dennoch nicht in ihm jene Bildung erkennen, die nach Weismann durch Einstülpung des embryonalen Vorderendes sich bilden soll, da ja der Frontalsack wahrscheinlich von Anbeginn im eingestülpten Zustande angelegt wird (siehe Kap. III dieser Abhandlung), wie die Befunde Pratts (25, p. 259, ff.) an *Melophagus* bezeugen und wofür auch seine anatomischen Eigentümlichkeiten (Frontalsackmembran, paarige Lumina, paarige hintere Blindsäcke und bei anderen Gattungen eine Frontalsackspalte) sprechen. Es wäre jedenfalls viel schwerer zu erklären, wieso der Frontalsack gewisse Andeutungen eines paarigen Baues aufweise, wenn er aus der Einstülpung des Vorderkopfes oder gar nach der Holmgren-Beckerschen Annahme durch Einziehung des Kopfes in den Thorax entstanden wäre, wogegen diese Eigentümlichkeiten leichter ihre Erklärung finden, wenn wir mit Pratt annehmen, daß der Frontalsack der cyclorhaphen Dipterenlarven aus der Verschmelzung eines eingesenkten Paares von Imaginalscheiben entstehe. Die Frontalsackspalte gewisser cyclorhapher Larven stellt eine Kommunikation des suprapharyngealen Raumes mit der Leibeshöhle dar und wäre am allerwenigsten zu verstehen, wenn wir mit Holmgren und Becker der Ansicht zuneigten, daß die eine Wand des Frontalsackes dem Thorax angehöre, da dann diese Kommunikation die Wände des Thorax und Kopfes durchbräche, während sie viel leichter als ein noch nicht verwachsener Rest des Zwischenraumes zwischen zwei verwachsenden Imaginalanlagen des Kopfes erklärt werden kann.

Über die zurzeit noch nicht geklärte Frage nach der Einstülpung des embryonalen Vorderkopfes und des Mandibularsegmentes könnte uns einigermaßen nur ein Studium der Embryonalentwicklung Aufschluß geben. Es erscheint mir nicht unmöglich, daß aus der von Weismann direkt beobachteten Einstülpung des embryonalen Vorderendes des Kopfes zwar nicht der Frontalsack, wohl aber das Kopfatrium sich bilde, vor allem vielleicht auch die larvale Mundhöhle, welche den vorderen Abschnitt des Kopfatriums bildet. Damit würde auch übereinstimmen, daß Weismann beobachtet zu haben glaubte, die eingestülpten Kopfteile senkten sich in die Mundspalte ein (35 *a*, p. 183).

Auch diese Beobachtung spricht dafür, daß die von Weismann beobachtete Einstülpung nichts mit dem Frontalsack zu tun hat, da dieser Blindsack nicht von der wahren Mundöffnung sich einsenkt, sondern vor derselben sich findet und dorsal über dem Vorderdarm liegt, und da seine Mündung erst sekundär durch die Ausbildung eines Kopfatriums in jenen Raum verlagert wird, in den die sekundäre larvale Mundöffnung führt, die mit der wahren und definitiven Mundöffnung nichts gemein hat.

Bezüglich des Frontalsackes hat seinerzeit de Meijere (19*b*, p. 115 ff. und 125 ff.) sich meiner Ansicht angeschlossen, daß der Frontalsack eine eingestülpte Kopfanlage darstelle. De Meijere fand bei *Lonchoptera* ebenfalls einen Frontalsack und glaubte das Vorhandensein eines solchen auch bei den *Empidae* und *Dolichopodidae* annehmen zu müssen aus Gründen, die einigermaßen Gewicht zu haben scheinen. *Lonchoptera* unterscheidet sich von den Cyclorhapha durch den Mangel eines Kopfatriums der Larve, wodurch der Frontalsack frei an der Oberfläche mündet, also wohl ähnlich wie im cryptocephalen Puppenstadium bei *Calliphora*. Der Umstand, daß bei *Lonchoptera* ein Kopfatrium oder wenigstens jener Abschnitt fehlt, welchen wir in dieser Abhandlung als larvale Mundhöhle kennen gelernt haben, scheint dafür zu sprechen, daß meine Deutung richtig ist, daß das Kopfatrium von *Calliphora* oder doch wenigstens ein gewisser Teil desselben, wie insbesondere die larvale Mundhöhle als eingestülpter Teil des Kopfes betrachtet werden muß, welcher bei den Lonchopteridenlarven nicht eingestülpt ist, die in dieser Hinsicht nach de Meijeres und meiner Ansicht die primitiveren Verhältnisse zeigen. Auch die Untersuchungen Pratts an *Melophagus* (25) lassen darauf schließen, daß die Bildung eines Frontalsackes die primäre Erscheinung sei und die Bildung eines Kopfatriums erst später hinzugekommen wäre. Auch bei *Lonchoptera* ist der Frontalsack (wenigstens an seiner Wurzel) unpaar und steht in seinem vorderen Abschnitte mit dem Pharynx in seitlicher Verbindung wie bei *Calliphora* und *Eristalis*. De Meijere schlägt daher vor, die Lonchopteriden nach dem Fehlen eines Kopfatriums als „Anatria“ den Cyclorhaphen als „Atriata“ gegenüberzustellen.

Nach Becker (4, Taf. 19, Fig. 29 und 30) haben auch *Stratiomys* und *Atherix* einen Frontalsack, der frei an der Oberfläche mündet, bei *Stratiomys* sogar nach Beckers Darstellung ziemlich entfernt vom terminalen Vorderende der Larve; alle diese als Frontalsack angesprochenen Bildungen haben ein gemeinsames

Merkmal, daß nämlich im Hintergrunde der Frontalsackeinstülpung sich die Anlage der Facettenaugen in unmittelbarer Nachbarschaft des Gehirnes findet. Daß aber bei diesen Larven die dorsale Grenze zwischen Kopf und Thorax in der Tiefe des Frontalsackes gesucht werden müsse, erscheint mir nicht sicher, ich möchte lieber den Frontalsack aller dieser Dipterengattungen als Imaginalscheibe des Kopfes ansprechen, zu welcher bei den eigentlichen Cyclorhapha noch das Kopfatrium als Komplikation hinzukommt, für das wir eine Analogie bei den Orthorhapha nicht finden.

Ob die Einziehung des Kopfes der *Phalacrocera*-Larve in den Thorax mit dem Frontalsack der cyclorhaphen Dipterenlarven in Vergleich gezogen werden kann, erscheint fraglich. Ich kenne erstere Larve nicht aus eigenen Untersuchungen; die Darstellung aber, welche Bengtsson (36, p. 105) von ihr gibt, läßt schließen, daß die Zurückziehung des Kopfes in den Thorax nur eine temporäre, willkürlich herbeigeführte Erscheinung sei, und daß es sich hierbei nicht um einen dauernden Larvenzustand handelt, wie bei den Cyclorhapha. Sehr wichtig für den Vergleich der verschiedenen Larvenarten wäre auch die Feststellung, wo die Anlage der imaginalen Facettenaugen bei den einzelnen Larvenformen gelegen ist. Faltenbildungen, die nicht die Anlage der imaginalen Facettenaugen einschließen, könnten dem Frontalsack überhaupt nicht verglichen werden.

VI. Zusammenfassung.

Der Cephalopharyngealapparat der Cyclorhapha schizophora erfährt mit Ausnahme des Medianzahnes, der bei der ersten Larvenhäutung bereits reduziert wird, im Laufe der larvalen Entwicklungsperiode eine fortschreitende Entwicklung im Sinne einer Kräftigung des Chitinskelettes und es ist letzteres bei der verpuppungsreifen Larve am höchsten entwickelt. Alle Skeletteile des Cephalopharyngealapparates sind nur Teile einer zusammenhängenden cuticularen Schichte, welche kontinuierlich Kopfatrium, Pharynx und Frontalsack auskleidet. Neben den bereits länger bekannten Skelettstücken des Cephalopharyngealapparates finden sich noch andere, die sich ganz oder teilweise der Beobachtung bisher entzogen haben. Eine besonders auffällige Erscheinung ist die Ausbildung eines Dorsalwulstes im 3. Larvenstadium, der am Vorderende der larvalen Mundhöhle unpaar beginnend sich nach hinten in paarige Schenkeln teilt, welche zwei seitliche Mundhakentaschen

von der Mundhöhle im engeren Sinne abtrennen. Die paarigen Mundhaken sind rein cuticulare Gebilde, lumenlos und fast solide und haben mit den typischen Insektenmundteilen nichts gemein. Der Dorsalwulst ist bei *Calliphora* unter allen untersuchten Arten am mächtigsten entwickelt, findet sich aber, wenngleich in reduzierter Form, auch bei den anderen untersuchten Fliegenlarven, jedoch stets nur im 3. Häutungsstadium. Abgesehen von dem Besitze eines Medianzahnes im ersten Larvenstadium und eines Dorsalwulstes im dritten Larvenstadium, finden sich noch andere Unterschiede im Bau des Cephalopharyngelskelettes der drei Larvenstadien der cyclorhaphen Dipterenlarven, wodurch man deren Entwicklungsstadium feststellen kann; so z. B. ändert sich die Zahl der T-Rippen des Pharynx bei jenen Larvenarten, welche T-Rippen besitzen. Der Medianzahn bildet eine chitinöse Kuppe am Vorderende des suprapharyngealen Raumes, also jenes Raumes, welcher zwischen Pharynx und Frontalsack gelegen ist. Die T-Rippen werden im Plasma der ventralen Pharynxhypodermis dadurch vorgebildet, daß Längskanäle entstehen, die später nach dem Lumen des Pharynx durchbrechen und deren Wände chitinisiert werden.

Unter den untersuchten Larven weicht eine in *Allium*-Blättern parasitierende Larvenart, die nicht näher bestimmt werden konnte, hinsichtlich des Baues des Cephalopharyngealskelettes am weitesten von jenem Typus ab, der uns von der *Calliphora*-Larve her bekannt ist. Besonders auffällig sind die mächtigen, an der ventralen Kante gezähnten Mundhaken dieser Larve.

Die larvale Mundöffnung führt in eine larvale Mundhöhle, welche dem blasenförmigen vordersten Abschnitte des Kopfatriums von *Eristalis* homolog ist; hieran schließt sich der Halsteil des Kopfatriums, an dessen Vorderende sich ein dorsaler Blindsack findet, der in seiner Tiefe die Imaginalanlagen der Augen und Antennen enthält, von denen erstere dem Gehirne der Larve haubenartig aufliegen. Dieser Frontalsack ist in seinem vorderen Teile stets unpaar und seitlich mit dem Pharynxlumen verbunden, sein Lumen wird von einer cuticularen Chitinabscheidung ausgekleidet. In seinem hinteren und mittleren Abschnitte zeigt er mehr oder minder Andeutungen einer paarigen Anlage, indem er an seinen Enden in paarige, blind endigende Zipfeln ausgezogen ist, und indem ferner in seiner mittleren Region sich entweder (beim Alliumparasiten) eine Frontalsackspalte vorfindet, die beide Wände des Frontalsackes durchbohrt, oder indem bei anderen Larven in der entsprechenden Region die beiden seitlichen Hälften des

Frontalsackes in der Medianlinie nur durch eine mehr oder minder dünne, stets einschichtige Zellbrücke verbunden sind, die unter Umständen ein membranartig dünnes Häutchen darstellt (*Calliphora*, 2. u. 3. Larvenstadium).

In der postembryonalen Entwicklung von *Calliphora* wird zunächst unter Einziehung des larvalen Vorderendes in den Thorax ein Übergangsstadium geschaffen, aus dem ein kryptocephales Puppenstadium hervorgeht, welches ähnlich wie die Larve einen Kopf äußerlich fast nicht erkennen läßt, aber bereits eines Teiles des Kopfatriums entbehrt, so daß der Frontalsack direkt an die Oberfläche mündet.

Durch Ausstülpung des in seiner Gänze unpaar gewordenen Frontalsackes und unter gleichzeitiger Drehung des Pharynxteiles, der mit seinem Vorderende nach hinten gewendet wird, wird die Puppe in ein phanerocephales Stadium umgewandelt, das anfänglich noch einen einheitlichen Rüssel besitzt, aus dem erst späterhin durch Abschnürung die freie Oberlippe, der Hypopharynx und die Maxillartaster sich abgliedern. Der vordere Teil des Rüsseldarmes wird zu der von Oberlippe und Hypopharynx gebildeten Rinne. Aus den ventralen Imaginalscheiben des Kopfes geht die Spitze der Unterlippe mit den Labellen hervor. Die Augen und Antennenanlagen gelangen durch die Ausstülpung des Frontalsackes an die Oberfläche des Puppenkopfes, während der hinterste mediane Blindsack des Frontalsackes, welcher während der ersten Puppenzeit sich bildet, zum Vorderende der Puppe wird, und später als sogenannte Stirnblase wieder eingestülpt wird. Verschiedene sonstige Epithelverdickungen des Cephalopharyngealapparates und Falten desselben geben nicht besonderen Organen Ursprung, sondern glätten sich bei der Bildung des phanerocephalen Puppenstadiums aus; sie bezeichnen uns Stellen lebhaften Wachstumes und lassen sich späterhin von den benachbarten Hypodermisteilen nicht mehr unterscheiden. Paarige Imaginalscheiben der Oberlippe, wie solche Künckel d'Herculais bei *Volucella* finden zu können glaubte, sind nicht vorhanden; doch ist an der Bildung der Oberlippe eine verdickte Hypodermiseinstülpung der dorsalen Pharynxwand beteiligt, welche während der Puppenzeit an jener Stelle entsteht, die bei der Larve von einem Chitinplättchen (der dorsalen Halsspange) bedeckt ist. Zwischen den Skeletteilen des Cephalopharyngealapparates der Larve und denjenigen der Imago läßt sich eine direkte Homologie nicht feststellen.

Der Frontalsack stellt wahrscheinlich eine Imaginalscheibe dar und bildet einen eingestülpten Teil des Kopfes, der durch Aus-

stülpung zum vorderen und dorsalen Teil des imaginalen Kopfes wird. Die larvale Mundhöhle ist ein eingestülpter Kopfteil, der bereits in der ersten Puppenzeit ausgestülpt wird.

Als Einziehung eines Kopfteiles in den Thorax kann die Kopfbildung der cyclorhaphen Dipterenlarven nicht aufgefaßt werden, im Gegensatze zur Auffassung von Holmgren und Becker.

Die Deutung der larvalen Sinnesorgane am Vorderende des Körpers als Antennen und Maxillartaster (Weismann) erscheint nach der Anatomie der Larve und dem Verhalten während der postembryonalen Entwicklung in Frage gestellt.

Eine nochmalige Untersuchung der embryonalen Entwicklung des Fliegenkopfes und des larvalen Pharynx müßte diese Frage, wie auch die morphologische Deutung des larvalen Kopfes und der imaginalen Mundteile erst weiter klarstellen.

Literaturverzeichnis.

1. Alessandrini G., Studi et esperienze sulle larve della Piophila casei (Vermi del formaggio). Archive de Parasitol., Bd. 13, p. 337—382. Paris 1908/09.
2. Andries M., Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von Microdon Meigen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 103, p. 300—361, Taf. III—V, Leipzig 1912.
3. Banks N., The structure of certain Dipterous larvae with particular reference to those in human foods. U. S. Dep. of Agric. Bur. of Entomol. Technical series. Nr. 22, 44 S., 8 Taf. Washington 1912.
4. Becker R., Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 29, p. 281—314, Taf. 17—19. Jena 1910.

5*a*. Brauer F., Monographie der Oestriden. Wien 1863.

5*b*. Brauer F., Die Zweiflügler des kais. Museums zu Wien. Systematische Studien auf Grundlage der Dipterenlarven nebst einer Zusammenstellung von Beispielen aus der Literatur über dieselben und Beschreibung neuer Formen. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch., math.-nat. Kl., Bd. 47, I. Abt., 100 S., 5 Taf. Wien 1883.

6. Deegener P., Der Darmtractus und seine Anhänge. (IV. Kap. von Chr. Schröders Handb. d. Entomol., 2. Lief., p. 234—315.) Jena 1913.
7. Giacomini E., Contributo alle conoscenze sull' organizzazione interna e sullo sviluppo della „Eristalis tenax L." Osservazioni e annotazioni. Parti I e II. Osservazioni e annotazioni sulla larva e sull' immagine. Annali della fac. di medicina dell'univ. di Perugia. Vol. XII, 91 S. Perugia 1900.
8. Grobben K., Die Bindesubstanzen von Argulus. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanz der Arthropoden. Arbeiten a. d. zool. Inst. Wien, Bd. 19, 24 S., 1 Taf. Wien 1911.
9. Guyenot E., L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. Bull. scient. d. l. France et d. l. Belg., T. 41. 6. ser. Vol. I, p. 353—370. Paris 1907.
10. Guyot J., Contribution à l'étude des larves de Gastrophiles (Oestrides) parasites de l'éstomac du cheval. Arch. de Parasitol., Bd. 4, p. 169—221. Paris 1901.
11. Hecht E., Notes biologiques et histologiques sur le larve d'un Diptère (Microdon mutabilis L.). Arch. de Zool. expér. et gén., 3. sér., Bd. 7, p. 363—382, Taf. XI. Paris 1899.
12. Hewitt C. G., The structure, development and bionomics of the House-fly, Musca domestica Linn. Part. II. The breeding habits, development and the anatomy of the Larva. Quart. Journ. of micr. science, Vol. 52, p. 495—545, Taf. 30—33. London 1908.

13. Holmgren N., Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Anz., Bd. 27, p. 343—355. Leipzig 1904.

14*a*. Keilin D., Recherches sur la morphologie larvaire des Diptères du genre Phora. Bull. scient. de la France et d. l. Belg., 7. sér., T. 45, p. 27—88, pl. 1—4. Paris 1911.

14*b*. Keilin D., Structure du pharynx en fonction du régime chez les larves de Diptères cyclorhaphes. Compt. rend. Acad. d. sc., T. 155, Nr. 26, p. 1548 bis 1550. Paris 1912.

14*c*. Keilin D., Sur les conditions de nutrition de certains larves de Diptères parasites de fruits. Compt. rend. Soc. de biol., T. 74, p. 24—26. Paris 1913.

15*a*. Künckel d'Herculais, Recherches sur l'organisation et développement des Volucelles. 208 S., 26 Taf. Paris 1875.

15*b*. Künckel d'Herculais, Recherches sur l'organisation et les metamorphoses de la larve du Gymnosoma rotundatum L. Diptère d. l. fam. d. muscides. Ann. d. l. soc. entomol. d. France, 5. sér., T. 9, p. 349—357, pl. 10. Paris 1879.

16. Laboulbène A., Métamorphose d'une mouche parasite Tachina villica. Ann. d. l. Soc. entomol. d. France, 4. sér., T. 1, p. 231—248, pl. 7. Paris 1861.

17. Leuckart R., Die Larvenzustände der Musciden. Arch. f. Naturgesch., 27. Jahrg., Bd. 1, p. 60—62. Berlin 1861.

18. Lowne B. Th., The anatomy, physiology and morphology and development of the blowfly (Calliphora erythrocephala). Vol. I, 350 S., 21 Taf. London 1890 bis 1892.

19*a*. de Meijere J. C. H., Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven nebst einem Beitrag zur Metamorphose von Hydromyza livens. Tijdschr. v. Entomol., 38. Deel., p. 1—36. s'Gravenhage 1894.

19*b*. de Meijere J. C. H., Über die Larve von Lonchoptera. Ein Beitrag zur Kenntnis der cyclorhaphen Dipterenlarven. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Geogr. u. Biol. d. T., Bd. 14, p. 87—132, Taf. 5—7. Jena 1900.

19*c*. de Meijere J. C. H., Über die Metamorphose von Callomyia amoena Meig. Tijdschr. v. Entomol., 43. Deel., p. 223—231, Taf. 13. s'Gravenhage 1901.

19*d*. de Meijere J. C. H., Beitrag zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandtschaft der Conopiden. Tijdschr. v. Entomol., Bd. 46, p. 145—225, Taf. 14—17. s'Gravenhage 1904.

20. Miall L. C., The natural history of aquatic insects. London 1895. (Über Eristalis, pag. 198—218.)

21. Mial and Taylor, The structure and life history of the holly-fly. Trans. of the entom. soc. of London 1907—1908, p. 259—283.

22. Mik J., Zur Biologie von Rhagoletis cerasi L. nebst einigen Bemerkungen über die Larven und Puparien der Trypetiden und über die Fühler der Muscidenlarven. Wiener entomol. Ztg., 17. Jahrg., p. 279—292, Taf. IV. Wien 1898.

23*a*. Nielsen J. C., Iagttagelser over entoparasitiske muscidelarver hos Arthropoder Entomol. Meddel., 2. R. 4. B., 126 S., 4 Taf. Kopenhagen 1909.

23*b*. Nielsen J. C., Undersøgelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i. Kbhvn., Bd. 63, 26 S., 1 Taf. Kopenhagen 1911.

23*c*. Nielsen J. C., Desgleichen, II. Teil, ibidem, Bd. 64, p. 215—248. Kopenhagen 1912.

24. Pantel J., Le Thrixion halidayanum Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La cellule. T. XV. I. Fasc., 290 S., 6 Taf., Paris 1898.

25. Pratt H. S., The embryonic history of imaginal discs in Melophagus ovinus L., together with an account of the earlier stages in the development of the insect. Proceed. of the Boston soc. of nat. hist. Vol. 29, Nr. 14, p. 241—272, 7 Taf. Boston 1900.

26*a*. Tölg F., Billaea pectinata Mg. (Sirostoma latum Egg.) als Parasit von Cetoniden- und Cerambycidenlarven. Metamorphose und äußere Morphologie der Larve. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 6, p. 208—211, 278—283, 331—336, 387—395, 426—430. (29 Seiten im Separatabdruck.) Berlin 1910.

26*b*. Tölg F., Biologie und Morphologie einiger in Nonnenraupen schmarotzender Fliegenlarven. Zentralbl. f. Bakt. u. Paras., 2. Abt., Bd. 37, p. 392—412. Jena 1913.

27*a*. Trägårdh J., Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven. I. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Larve von Ephydra riparia Fall. Ark. f. Zoologi, Bd. 1, 42 S., 4 Taf. Stockholm 1903.

27*b*. Trägårdh J., Bidrag till kännedomen om Dipterlarverna. II. En svampätande Anthomyid-larv Egle (Anthomyia) spreta Meig. ibidem. Bd. 8, 16 S., 1 Taf. Upsala-Stockholm 1913.

28*a*. Vaney Cl., Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Annales de l'univ. de Lyon. N. S. I. sciences, Méd. 9. Fasc. Lyon-Paris 1902, 171 S., 4 Taf.

28*b*. Vaney Cl., Recherches sur le développement de l'hypoderme du boeuf (Hypoderma bovis de Geer). Compt. rend. Acad. d. sc. Paris. Bd. 152, p. 283 bis 286, 1911.

29. van Rees J., Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. T., Bd. 3, p. 1—134, 2 Taf. Jena 1889.

30. Viallanes M. H., Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques, qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. Ann. d. sc. nat. Zool., 6. S., 14. T., p. 1—348, 1—18. Paris 1882.

31. Vine H. C., Predacious and parasitic enemies of the Aphides (Including a study of Hyperparasites). The journ. of micr. a. nat. sc.: the journ. of the postal micr. soc. Ser. 3, Vol. IV, p. 21—29, 166—175, 292—303, 337—351; Pl. I, II, VIII, XIII—XVI. London 1894.

32*a*. Vogler C. H., Beiträge zur Metamorphose der Teichomyza fusca. Illustr. Zeitschrift f. Entomol., 5. Bd., p. 1—4, 17—20, 33—36. Neudamm 1900.

32*b*. Vogler C. H., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven. Ibidem, Bd. 5, p. 273—276, 289—292. Neudamm 1900.

33*a*. Wahl B., Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax L. Arbeiten a. d. zool. Inst. Wien, T. XII, 54 S., 5 Taf. Wien 1899.

33*b*. Wahl B., Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 20, p. 171—191, Taf. IX. Leipzig 1901.

34. Wandolleck B., Zur Anatomie der cyclorhaphen Dipterenlarven. Anatomie der Larve von Platycepala planifrons (F.). Abhandl. u. Ber. d. k. zool. u. anthrop.-ethnogr. Museums in Dresden. Festschrift 1899, Nr. 7, 39 S., 2 Taf. Berlin 1899.

35*a*. Weismann A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec., Musca vomitoria und Pulex canis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 13, p. 107—220, Taf. 7—13. Leipzig 1863.

35*b*. Weismann A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Ibidem, Bd. 14, p. 187 bis 336, Taf. 21—27. Leipzig 1864.

Nachtrag.

36. Bengtsson S., Studier ofver Insectlarver. I. Till kännedomen om Larven af Phalacrocera replicata (Lin.). Acta reg. soc. physiogr. T. VIII, 118 S., 4 Taf. Lund 1897.

37. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. Jena 1893.

38. Kowalevsky A., Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, p. 542—594, Taf. 26—30. Leipzig 1887.

39. Kraepelin K., Zur Anatomie und Physiologie des Rüssels von Musca. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, p. 683—719, Taf. 40, 41. Leipzig 1884.

40. Illingworth J. F., A study of the biology of the apple maggot (Rhagoletis pomonella), together with an investigation of methods of control. Corn. Univ. agr. exper. stat. of the coll. of agr. Dep. of Entom. Bull. 324, p. 129—187, Fig. 16—44. Ithaca 1912.

Erklärung der Buchstaben auf den Tafeln und in den Textfiguren.

A_1 = erstes Abdominalsegment.
Abd = Abdomen.
ant = Antennenscheibe.
aug = Imaginalanlage der Augen im Frontalsack.
bg = Bauchganglienkette.
bp = basale Stützplatten der paarigen Mundhaken.
c = Cuticula.
cd = cuticulare Dörnchen am Vorderrande der Mundöffnung.
cp = Cephalopharyngealplatten.
cr = Speichelrinnen (Pseudotracheen) der larvalen Mundscheibe.
d = Darm.
df = dorsale chitinöse Verbindungsbrücke der beiden Cephalopharyngealplatten.
dh = dorsale Halsspange (sogen. Epipharynx).
dw = Dorsalwulst.
dwz = Matrixzellen des Dorsalwulstes.
fb = Fühlerborste.
fg = dorsale Gräten im Frontalsack.
fl = Flügel.
fm = dorsale Verschlußmembran des Frontalsackes (Frontalsackmembran).
fp = hintere Wieder - Verwachsungsstelle der Hypodermis von Pharynx und Frontalsack (siehe auch die Erklärung von Textfigur *J*).
fr = Frontalsack.
fst = Frontalsackspalte.
g = Gehirn (einschließlich des Ganglion opticum).
gf = Ganglion frontale.
h = Herz.
hh = hintere ventrale Halsspange.
hr = hintere Mundwinkelrinnen.
hs = ventrales Hautsäckchen.
hst = H-förmiges oder x-förmiges Halsstück, insbesondere dessen Seitenteile.
hw = hintere Mundwinkelwülste.
hwz = Matrixzellen der hinteren Mundwinkelwülste.
hy = Hypopharynx.
hy' = seitliche Epithelsäckchen im Hypopharynx älterer Puppen.
im = mehrschichtige Hypodermisverdickungen (Imaginalscheiben).
kl = Lumen des Kopfatriums.
lr = T-förmige oder Y-förmige Längsrippen des Pharynx.
m = Muskeln.
mh = paarige Mundhaken (sogenannte Mandibeln).
mht = Mundhakentaschen.
mhz = Matrixzellen der paarigen Mundhaken.
ml = larvale Mundhöhle im allgemeinen und speziell die larvale Mundhöhle im engeren Sinne bei Larven des 3. Stadiums.
ms = Muskelsehnen.
mw = hintere Mundwinkelstücke.
mx = Maxillartaster der Imago.
mz = Medianzahn.
n = Nerven und Nervengewebe.
ns = nagelförmiges Chitinstück im Dorsalwulst.
oe = Oesophagus.
ol = imaginale Oberlippe.
p_1, p_2, p_3 = 1.—3. Beinpaar.

pg = ventrale Gräten des Pharynx.
ph = Pharynx.
po = praeoraler Kanal.
pp = parapharyngeale Platten und die denselben homologen Verdickungen des Dorsalrandes der Pharynxgräten.
s = Sinneslobi am larvalen Vorderende.
sb = Stirnblase.
sd = Speicheldrüsen und deren Ausführungsgang.
sd' = Chitinöse Intima des larvalen Speicheldrüsenausführungsganges.
sf = Seitentaschen des Frontalsackes.
sm = Saugmagen.
smr = seitliche Mundrinnen, welche die Mundhakentaschen mit der Mundhöhle im engeren Sinne verbinden.
sp = Frontalsackspangen.
spr = suprapharyngealer Raum.
spr' = dessen Vorderende.
st = Prothorakalstigma.
th = thorakale Körperteile.
tr = Tracheen.
u = unteres Schlundganglion.
VI = imaginale Unterlippe.
ul = larvale Unterlippe.
ulst = Unterlippenstück.
V = ventrales Körperintegument.
vb = Verbindungsspange der paarigen Mundhaken, bzw. von deren basalen Stützplatten.
vd = Vorderdarm in der Rüsselanlage.
vf = ventrale Furche des Pharynxlumens.
vh = vordere ventrale Halsspange, bzw. vordere ventrale Halsspangenstücke.
vim = ventrale Imaginalscheiben des Kopfes (Labellenanlage).
vmr = vorderer Mundrand.
vw = Verwachsungsstelle der Hypodermis des Frontalsackes und des Pharynx (= *fp*).
vwz = Verwachsungszone der Unterlippe mit dem Mundseitenrande.
wr = Weismannscher Ring.
x = Hohlraum in den Cephalopharyngealscheiben.
z = Zipfeln am Vorderrande der Mundhakentaschen.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1—14. Drittes Larvenstadium von Calliphora erythrocephala Meig.

Fig. 1. Ventralansicht des Kopfendes. Vergr. 180fach.
Fig. 2. Ventralansicht des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 70fach.
Fig. 3. Lateralansicht des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 50fach.
Fig. 4. Querschnitt durch die vorderen Winkeln der Mundhakentaschen. Vergr. 180fach.
Fig. 5. Querschnitt durch die Mundhakentaschen. Vergr. 180fach.
Fig. 6. Querschnitt durch den Dorsalwulst in der Region der Matrixzellen der paarigen Mundhaken. Vergr. 180fach.
Fig. 7. Querschnitt durch das vordere Ende der Mundhöhle im engeren Sinne. Vergr. 180fach.
Fig. 8. Querschnitt durch den paarigen Teil des Dorsalwulstes. Vergr. 180fach.
Fig. 9. Querschnitt des Cephalopharyngealapparates in der Region des Vorderendes der larvalen Unterlippe. Vergr. 180fach.
Fig. 10. Querschnitt durch den Cephalopharyngealapparat in der Region der Unterlippe. Vergr. 180fach.
Fig. 11. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Halsteiles des Kopfatriums und den Frontalsack. Vergr. 180fach.
Fig. 12. Querschnitt durch die Mitte des Halsteiles des Kopfatriums. Vergr. 180fach.
Fig. 13. Querschnitt durch das Hinterende des Halsteiles des Kopfatriums. Vergr. 180fach.
Fig. 14. Querschnitt durch das Vorderende des Pharynx. Vergr. 180fach.

Die Figuren 6—14 dieser Tafel und die Figuren 15—22 der Tafel II sind einer Schnittserie entnommen und stellen Teile des 24., 25., 28., 32., 35., 38., 43., 49., 53., 59., 73., 92., 102., 118., 131., 157. und 163. Schnittes der einen Serie dar.

Tafel II.

Fig. 15—22. Drittes Larvenstadium von Calliphora erythrocephala Meig.

Fig. 15. Querschnitt durch Pharynx und Frontalsack in der Region der Cephalopharyngealplatten. Vergr. 180fach.
Fig. 16. Querschnitt durch die mittlere Region des Pharynx und Frontalsackes. Vergr. 180fach.

Fig. 17. Querschnitt durch Pharynx und Frontalsack in der Region der Wiedervereinigung der Hypodermis beider. Vergr. 180fach.

Fig. 18. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Pharynx und den Frontalsack. Vergr. 180fach.

Fig. 19. Querschnitt durch das hinterste Ende des Pharynx und durch den Frontalsack. Vergr. 180fach.

Fig. 20. Querschnitt durch den Anfangsteil des Oesophagus und den Frontalsack. Vergr. 180fach.

Fig. 21. Querschnitt durch die Einmündungsstelle des Saugmagens in den Oesophagus und durch den Frontalsack. Vergr. 180fach.

Fig. 22. Querschnitt durch den Oesophagus, Saugmagen und den Frontalsack. Vergr. 180fach.

Fig. 23 und 24. Zweites Larvenstadium von Calliphora R.-D.

Fig. 23. Call. erythrocephala Meig. Ventralansicht des vorderen Teiles des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 180fach.

Fig. 24. Call. vomitoria L. Querschnitt durch den vorderen Teil der Mundhöhle. Vergr. 180fach.

Fig. 25 und 26. Stadium der zweiten Häutung der Larve von Calliphora erythrocephala Meig.

Fig. 25. Querschnitt durch die Anlage des Dorsalwulstes und der paarigen Mundhaken im vorderen Teile der Mundhöhle. Vergr. 180fach.

Fig. 26. Querschnitt durch den Pharynx. Vergr. 370fach.

Fig. 27 und 28. Erstes Larvenstadium von Calliphora erythrocephala Meig.

Fig. 27. Lateralansicht des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 180fach.

Fig. 28. Ventralansicht des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 180fach.

Fig. 29. Drittes Larvenstadium von Musca domestica L.

Fig. 29. Ventralansicht des vorderen Teiles des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 100fach.

Tafel III.

Fig. 30—32. Drittes Larvenstadium von Dacus oleae Rossi.

(Die Cuticula der dorsalen Pharynxwand hat sich in diesen Schnitten bei der Konservierung lateral etwas von ihrer Hypodermis abgelöst.)

Fig. 30. Querschnitt durch den Cephalopharyngealapparat in der Region der Cephalopharyngealplatten. Vergr. 180fach.

Fig. 31. Querschnitt durch die mittlere Region des Pharynx und des Frontalsackes. Vergr. 140fach.

Fig. 32. Querschnitt durch den hintersten Teil des Pharynx und durch den Frontalsack. Vergr. 220fach.

Fig. 33—42. Drittes Larvenstadium einer in Alliumblättern minierenden cyclorhaphen Dipterenlarve.

Fig. 33. Lateralansicht des Cephalopharyngealskelettes. Vergr. 65fach.

Fig. 34. Querschnitt durch das vorderste Ende der Mundhöhle. Vergr. 180fach.

Fig. 35. Querschnitt durch die Region der Mundhaken. Vergr. 180fach.
Fig. 36. Querschnitt durch den Halsteil des Kopfatriums. Vergr. 180fach.
Fig. 37. Querschnitt durch den Pharynx und Frontalsack in der Region der Frontalsackspalte. Vergr. 180fach.
Fig. 38. Querschnitt durch den Pharynx in der Region des Vorderendes der parapharyngealen Platten. Vergr. 180fach.
Fig. 39. Querschnitt durch den Pharynx und Frontalsack in der Region der parapharyngealen Platten. Vergr. 180fach.
Fig. 40. Querschnitt durch den Frontalsack und den Oesophagus. Vergr. 180fach.
Fig. 41. Querschnitt durch den Oesophagus und Frontalsack in der Region des Vorderendes des Weismannschen Ringes. Vergr. 180fach.
Fig. 42. Querschnitt durch das Hinterende des Frontalsackes und das Vorderende des Gehirnes. Vergr. 180fach.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

B. Wahl del.

Verlag von Alfred Hölder k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien

Friedrich Spiel Wien

Friedrich Speel Wien

B. Wahl del.

Verlagsch. d. Ind. Buchdruckerei u. Verwaltg. Buchhandlung in Wien

Friedrich Spiel Wien 91.

Zur Histologie des Rückenmarks von Ammocoetes.

Von **Heribert Leder.**

(Mit 1 Tafel und 5 Textfiguren.)

Das Ziel vorliegender Untersuchung war, die motorischen Zellen im Rückenmark von Ammocoetes aufzufinden und im Anschlusse daran auch einen Einblick zu gewinnen in den Zusammenhang des motorischen und sensiblen Apparates im Rückenmark eines niederen Cranioten. Bei einer Durchsicht der über unseren Gegenstand bestehenden Literatur findet man bald, daß zwar eine große Summe von Detailkenntnissen vorliegt, alle Autoren es aber ablehnen, sich über die Leitungsverhältnisse im Cyklostomenmark zu äußern. Zellen und Fasern sind nur äußerst selten in unzweifelhaftem Zusammenhange aufzufinden und diese Schwierigkeit brachte es mit sich, daß nur ein bescheidener Teil des vorgesetzten Zieles erreicht werden konnte.

Von den älteren Arbeiten ist die von Reissner (1860) die genaueste. Er bespricht kritisch alle früheren Untersuchungen, beschreibt neu den nach ihm benannten Faden, versucht eine Klassifizierung der Nervenzellen und zeigt, daß die Müllerschen (Kolossal-)Fasern in keinem Zusammenhang mit den Hinterzellen stehen. Die Arbeiten von Freud aus den Jahren 1877/78 bringen den Nachweis, daß die Hinterzellen einen Fortsatz auf dem Wege der hinteren Wurzel aus dem Rückenmark entsenden. Im übrigen beschäftigen sie sich vorwiegend mit den Spinalganglien. Zehn Jahre später untersucht Nansen mit Golgis Methode das Rückenmark von Myxine. Er unterscheidet an den Zellen Fortsätze, welche ihre Individualität beibehalten und andere, die sie durch Aufsplitterung verlieren. Hierzu fügt er noch den Begriff der gemischten Fortsätze, Protoplasmafortsätze, von denen Achsenzylinder entspringen. Von den motorischen Wurzelfasern gibt er an, daß er sie in seltenen Fällen bis zu Zellen verfolgen konnte, wobei die

Fasern an Dicke sehr stark abnahmen. Im Jahre 1891 bringt Retzius die Methylenblaumethode in Anwendung. Er untersucht wie Nansen das Mark von Myxine, das mit dem von Petromyzon übereinstimmt. Nebst der Klassifizierung der Nervenzellen bespricht er die Fortsätze der Zellen und betont die Schwierigkeit, eine typische Nervenfaser unmittelbar in eine Zelle eingehen zu sehen. Wohl aber ließen sich „gemischte Fortsätze" leicht aufweisen. Weiterhin machte er aufmerksam auf T-förmige Fasern, die die Ventralseite des Rückenmarkes überqueren. Den Ursprung der motorischen vermag er nicht darzustellen: die später von Kolmer als Randzellen bezeichneten Elemente bespricht er. Studnička (1900) gibt an, daß die Fortsätze der Hinterzellen direkt ohne Beziehung zur hinteren Wurzel austreten; auch möchte er diese Gebilde mit dem nächstfolgenden Myotom in Zusammenhang bringen und ihnen eventuell motorische Natur vindizieren. Ebenfalls unter Anwendung der spezifischen Tinktionsmethoden für das Nervensystem bearbeitet Owsjannikow (1903) das Rückenmark des Neunauges. Er gibt eine Beschreibung der Zellen und bestätigt die Angabe von Freud, daß die Hinterzellen einen Fortsatz durch die sensiblen Wurzeln entsenden. Zwei Angaben erwecken noch besonderes Interesse: einerseits, daß viele Zellen des Markes durch ihre Fortsätze miteinander zusammenhängen, andrerseits sollen die sensiblen und motorischen Wurzelfasern gleichsam nur Kollateralen von längsverlaufenden Fasern sein, die das Rückenmark selbst nicht verließen. Im Jahre 1905 widmete sich Kolmer einem eingehenden Studium unseres Objektes unter Anwendung der verschiedensten Methoden, besonders der Vitalfärbung durch Methylenblau und der Fibrillenmethode nach Ramón y Cajal und Bielschofsky. Durch diese distinkten Methoden fördert er namentlich die Kenntnis der feineren Strukturen. Den Reissnerschen Faden vermag er sehr schön darzustellen, spricht sich gegen seine nervöse Natur (Sargent) aus und hält ihn eher mit Ruzicka für ein Sekretionsprodukt der Epithelzellen. An den Fasern, die der Markscheide entbehren, weist er ein Homologon derselben nach. In den Nervenzellen findet er rings um den Kern ein Gitterwerk aus Fibrillen und in den größeren Zellen auch Trophospongien. Periphere Netzbildungen in oder um die Zelle fanden sich nicht. Auf seine weiteren Befunde kommen wir noch zu sprechen, da wir uns auf diese Arbeit werden vielfach beziehen müssen; nur sei noch angeführt, daß er resigniert schließt: die Leitungsverhältnisse werden durch die bisher bekannten Details nicht aufgehellt.

Bezüglich der Technik bleibt zu bemerken, daß wir die Methylenblaumethode von Kolmer übernommen haben. Fixation erfolgte meist nach Bethe (Ammon. molybdat.) oder nach Dogiel (Ammoniumpikrat). Zur Ergänzung dienten Quer- und Längsschnitte (Kal. bichrom. — Osmium — Eisenhämatoxylin oder Delafield).

Zur allgemeinen Orientierung sei bemerkt, daß das Rückenmark von Petromyzon (wie der übrigen Cyklostomen) ein flaches Band bildet, das sich auf der dorsalen Seite als konvex gekrümmt, auf der ventralen mehr plan erweist. An Breite nimmt es von vorn nach hinten ab, um schließlich in ein eigentümliches Endgebilde überzugehen, das Retzius bei Myxine näher geschildert hat. Dem Marke unmittelbar liegt eine zarte Pia an, auf welche ein schleimiges Gewebe folgt, die „Arachnoidea", auf der dorsalen Seite mächtig ausgebildet, auf der ventralen nur an den Rändern deutlich vorhanden. Die äußere Umhüllung bildet eine resistente Dura.

Um eine Übersicht der zelligen Bestandteile des Markes zu gewinnen, betrachtet man am besten ein überfärbtes Totopräparat, auf dem das Gewirr der Fasern zurücktritt. Zu (Taf. I, Fig. 2) beiden Seiten des Zentralkanals, der als heller Streifen die Mitte des Markes bildet, findet sich eine Reihe großer Zellen in unregelmäßigen Intervallen aufeinanderfolgend: die Hinterzellen *(Hz)*. Etwas weiter von der Medianlinie entfernt, ziehen sich zwei breite Zellbänder hin, aus großen, teilweise transversal gestellten Elementen bestehend. Da auf überfärbten Präparaten die schwächeren Zellfortsätze sich nicht darstellen, erscheinen diese Zellen als bipolar, wie sie sich auch meist auf Längsschnittpräparaten als solche zeigen. Ganz am Rand läuft schließlich eine Kette von Zellen: die Randzellen *(Rz)*. Dies die Verteilung im transversalen Durchmesser. Über die Lage in der dorso-ventralen Ebene zeigt der Querschnitt folgendes Bild (Taf. I, Fig. 3). Am meisten dorsal gelegen finden sich die Hinterzellen, in der Mitte oder der ventralen Fläche genähert liegen die Elemente der seitlichen Zellbänder, ganz ventralwärts an der lateralen Kante erscheinen die Randzellen.

Wir wenden uns zur Einzelbeschreibung und beginnen mit den Randzellen. Retzius wendet die Aufmerksamkeit auf sie, ohne sich über ihre Natur zu entscheiden. Kolmer gibt ihnen den Namen und bildet einige derselben ab, die durch plumpe füßchenartige Fortsätze charakterisiert sind (Textfig. 1). Solche Zellen liegen meistens etwas weiter vom Rand entfernt, schon den seit-

lichen Zellbändern genähert. Neben den randwärts abgehenden Fortsätzen erkennt man aber noch die Abgangsstellen anderer, die sich gegen die Mitte des Markes wenden. Dieses Bild bot sich gewöhnlich an blaßgefärbten Totopräparaten und es tritt auch die Färbung dieser Elemente bei Anwendung schwacher Lösungen, wie schon Kolmer bemerkt, recht spät ein und das Bild ist, da inzwischen das Mark abstirbt, meist verwaschen. Setzt man aber eine Verletzung und nimmt eine konzentrierte Lösung, so ergibt sich oft eine distinkte Färbung. Man sieht dann, wie sich die Fortsätze bis zur Mitte des Markes erstrecken, sich hierbei dichotomisch aufteilen, wobei die feineren Fäserchen reich mit Varikositäten besetzt erscheinen und sich im Innern des Markes verlieren oder an die Oberfläche aufsteigen, um daselbst in den sogenannten Plexus perimedullaris einzugehen. Manche Fasern wenden sich wieder zurück zum Rand und es scheint, daß sie hier auch Verbindungen mit Fasern anderer Zellen eingehen können, wenigstens zeigte sich einmal eine dünne variköse Endfaser in unmittelbarem Zusammenhang mit einer bedeutend stärkeren Faser, die auch eine mehr selbständige Verlaufsrichtung aufwies (Textfig. 2*). Andere Fortsätze laufen oft dem Rand entlang, um dann erst gegen die Mitte umzubiegen. So wenig sich die Fortsätze in irgend ein Schema bringen lassen, ebensowenig ist die Form des Zellkörpers konstant; vorherrschend erscheint ein viereckiger bis langgestreckter Typus. Kolmer sagt, sie seien vielfach den Pyramidenzellen ähnlich. Der gleiche Autor vermutet auch einen Zusammenhang der Fortsätze dieser Zellen mit den sogenannten Bogenfasern. Weiter unten kommen wir noch einmal auf diesen Punkt zurück, führen aber einstweilen an, daß die relativ geringe Anzahl der Randzellen gegenüber der Dichte des Bogenfasersystems gegen obige Ansicht zu sprechen scheint. Kolmer selbst führt an, daß sie nur vereinzelt stehen und deshalb am Längsschnitt nicht leicht nachzuweisen sind; am Methylenblaupräparat aber, das nach einer Verletzung die Zellen sehr vollständig zeigt, übertrifft ihre Häufigkeit nicht die der Hinterzellen. Die besprochenen Zellen sind also multipolar, mit Fortsätzen, die sich bald aufsplittern und, was ihre Form und Dickenabnahme betrifft, den sogenannten Protoplasmafortsätzen beizuzählen wären. Daß sie aber, sofern die Neuro-

Fig. 1.

Imm. $^1/_{12}$, Oc. 8.

fibrillen das reizleitende Element darstellen, diese leitende Funktion versehen, geht auch aus Schnittpräparaten hervor, wo man die Fibrillen in den dicken Fortsätzen nachweisen kann. Schließlich ist zu erwähnen, daß weder bei Amphioxus noch bei den über den Cyklostomen stehenden Formen den Randzellen homologe Elemente nachgewiesen sind, soweit ihre Lage in Betracht kommt.

So wie die Randzellen bilden auch die Hinterzellen eine einreihige Zellsäule. Sie haben Bearbeitung gefunden durch Kutschin

Fig. 2.

Imm. $^1/_{12}$, Oc. 8.

Owsjannikow, mit besonderem Erfolg durch Freud, ferner Studnička und Kolmer. Sie liegen beiderseits vom Zentralkanal der Dorsalseite genähert. Auf Längsschnitten von Eisenhämatoxylinpräparaten zeigen sie meist einen mehr runden Zellkörper (Taf. I, Fig. 3), der nach vorn und hinten in dicke Fortsätze ausläuft. Neben diesen typischen Längsfortsätzen findet man aber auch mehr oder weniger unregelmäßig abzweigende Fortsätze, die die scheinbar bipolaren Zellen als multipolar erkennen lassen. Der

Kern ist groß und enthält einen deutlichen Nukleolus. Trophospongien sind in den Zellen leicht nachzuweisen. Kolmer war durch Anwendung der Bielschofsky-Methode in der Lage, zu erkennen, daß feine Fibrillen aus den Fortsätzen in die Zelle einlaufen und sich hier in einem dichten Gewirr verlieren, ohne daß eine Gitterbildung zustande gekommen wäre. Die Fortsätze sind durch die umgebende Glia wie in Scheiden eingehüllt, was auch für den Zellkörper gilt. Leider sind diese Zellen für die Methylenblaumethode fast unzugänglich, da sie wohl zu geschützt im Marke liegen (Kolmer). Durch künstliche Verletzung, am besten entsprechende Längstrennung des Markes, vermag man dennoch die Zellkörper ohne die Fortsätze zu färben und so wenigstens ein Bild über die Anordnung der Elemente zu bekommen. Sie folgen nicht in regelmäßigen Intervallen, sondern es stehen die größeren unter ihnen in weiteren Distanzen, während die kleineren oft in Gruppen bis zu vieren zusammengedrängt erscheinen. An die Befunde, die Freud an diesen Zellen machte, knüpft sich eine Reihe theoretischer Schlüsse. Wie Kutschin vermutete und Freud feststellte, verläßt der eine Längsfortsatz der Hinterzellen zugleich mit den Fasern der sensiblen Wurzeln das Rückenmark. Hierauf baute sich der Schluß, daß diese zum Spinalganglienapparat gehören, eine Anschauung, die namentlich Kölliker in seinem Handbuch der Gewebelehre diskutiert. Von der Annahme fehlender extramedullarer Spinalganglien bei Amphioxus ausgehend — die Homologa derselben sollen hier noch im Marke selbst liegen — stellt Kutschin sich vor, daß bei den Cyklostomen die Spinalganglien zwar schon außerhalb des Markes verlagert sind, von diesem Apparat aber nur noch die Hinterzellen innerhalb verblieben seien, denen ähnlich gelagerte Elemente — die Cellules dorsales — bei den Amphibien entsprechen sollen. Dieser Anschauung stehen Kolmer und Studnička entgegen. Ersterer hat nur einmal mit Sicherheit das Austreten eines Längsfortsatzes beobachten können und möchte es nicht als die Regel ansehen; der multipolare Charakter der Hinterzellen aber spreche gegen ihre Homologie mit Spinalganglien. Studnička, wie schon erwähnt, findet keine Beziehung zu den dorsalen Wurzeln und neigt dazu, die Hinterzellen für motorische Elemente zu halten. Über das Verhalten des anderen charakteristischen Längsfortsatzes ist nichts bekannt.

Während bei den bis jetzt besprochenen Zellkategorien die Elemente in einfacher Reihe aufeinander folgten, finden wir sie bei den seitlichen Zellsträngen mehrreihig nebeneinander liegend und ein

Band formieren, das jederseits ungefähr ein Drittel der Rückenmarkshälfte einnimmt. Den Dimensionen nach lassen sich unter ihnen große und kleine Zellen unterscheiden. Unter ersteren hebt Kolmer zwei Typen hervor. Einmal Zellen von dreieckiger Form, ähnlich den Pyramidenzellen der Cortex: die Längsachse derselben ist transversal gestellt. Und zweitens Zellen, deren multipolarer Körper mit der Längsachse longitudinal eingestellt ist und deren Längsfortsätze sich fast rechtwinklig T-förmig teilen. Bei Durchmusterung einer großen Anzahl von Präparaten unter Außerachtlassung aberranter Formen und Beachtung häufig wiederkehrender, einander ähnlicher oder fast identischer Elemente ergab sich uns folgende Einteilung:

Zellen, deren Körper fast dreieckig erscheint; an den drei Eckpunkten gehen starke Fortsätze ab (Taf. I, Fig. 1, *a*). An diese schließt sich die nächste Form, indem vier Fortsätze entsendet werden, so zwar, daß an der meist gegen den Rand gelegenen Ecke zwei hart aneinander sich finden. Die Gestalt bleibt hierbei noch triangulär. Rücken die beiden Fortsätze weiter voneinander ab, so kommt schließlich ein viereckiger Typus zustande (Taf. I, Fig. 1, *b*). Auf diese letztere Form hat Owsjannikow im besonderen hingewiesen. Die Fortsätze aller dieser Zellen laufen unregelmäßig nach verschiedenen Richtungen, nähern sich hierbei der dorsalen oder ventralen Fläche, an Dicke abnehmend, um schließlich nach mehrfachen, dichotomischen Teilungen als feinste Endreiserchen, reichlich mit Varikositäten besetzt, im Plexus perimedullaris zu enden. Auch gilt als Regel, daß das Verbreitungsareal der Fortsätze und seine Dichtigkeit gegen die laterale Kante größer ist als in der Richtung gegen die Mitte des Markes. Eine zweite Gruppe von Zellen (Taf. I, Fig. 1, *c*) ergibt sich auf Grund folgender Charakterisierung: Spindelförmige Zellkörper, jedoch nicht bi- sondern multipolar, Längsachse transversal, Fortsätze nicht unregelmäßig verlaufend, sondern rein transversal gegen Mitte und gegen Rand gerichtet. Öfters konnte ich nun finden, daß von dem Randfortsatz ausgehend *(d)* eine Faser abbog, die nicht in der Oberfläche endete, sondern längsverlaufend innerhalb des Markes blieb und sich dem Bündel von Längsfasern anschloß, das sich als Seitenstrang in den Randpartien des Markes findet. Diese Fasern waren leider nicht weit genug zu verfolgen, da ihre Farbe bald verblaßte; doch hatte man hier den Eindruck, daß dieses Enden nur ein scheinbares sei, also in der Färbung beruhte, während die Faser ungefärbt weiterlief. Da diese Fasern keine

Verzweigungen zeigten, ihr Kaliber gleichmäßig beibehielten, hoben sie sich in ihrem Habitus deutlich von den übrigen Zellfortsätzen ab. Doch kommen wir auf die Frage der Achsenzylinder und Dendriten genauer bei Besprechung der faserigen Bestandteile des Markes zurück. Weiterhin ist zu bemerken, so oft sich eine Längsfaser oben beschriebener Art in Zusammenhang mit einer Zelle fand, diese letztere immer dem Typus der spindelförmigen Zellen angehörte, niemals zur ersten Gruppe der triangulären beizuzählen war. Doch galt nicht die Umkehrung, daß zu jeder Zelle des spindelförmigen Typus eine Längsfaser zu finden war. Ob diese Einschränkung nur den „Launen der Färbung" zuzuschreiben ist, bleibt fraglich. Gegenüber den zwei bis jetzt beschriebenen Gruppen spielen die übrigen Zellformen wenigstens der Zahl nach eine untergeordnete Rolle. Es sind dies einmal Modifikationen der ersten Gruppe mit (Textfig. 3) einer größeren Anzahl von Fortsätzen bis zu zehn. Andrerseits Zellen, deren Längsachse longitudinal liegt (Taf. I, Fig. 1, *e*). In dieser Richtung finden sich in der Regel zwei Fortsätze mit T-förmiger Teilung (Kolmer). Zwischen den großen Zellen der Zellenbänder liegen eine beträchtliche Anzahl von kleinen, multipolaren Elementen, deren Fortsätze ohne jede Ordnung nach allen Richtungen abgehen. Über einen Befund, den ich einige Male machen konnte, ist noch zu berichten. Es handelt sich um spindelförmige Zellen, die (Taf. I, Fig. 1, *f*) gegen die Mitte des Markes einen Fortsatz schicken, der sich in der gewohnten Weise aufteilte. Von einem seiner Äste zweigte an einer Stelle, die durch eine Varikosität besonders gekennzeichnet war, eine längsverlaufende Faser ab, die ohne an die Oberfläche zu treten in engen Krümmungen sich hinziehend auf eine lange Strecke zu verfolgen war. Also auch hier ein Fall, daß eine Längsfaser nicht direkt als Achsenzylinder von einer Zelle entspringt, sondern von einem Fortsatz derselben, den man nach seiner Form als Dendrit zu bezeichnen hat.

Noch sind einige Zelltypen zu erwähnen, die nicht den seitlichen Zellbändern angehören, sondern zwischen denselben in der Nähe des Zentralkanales liegen, mehr als diese der Dorsalseite genähert (Taf. I, Fig. 1, *g*). Es sind kleine multipolare Zellen, für die ein Längsfortsatz charakteristisch ist, der sich schwach windend parallel mit dem Zentralkanal hinzieht. Er gibt einige Verästelungen ab, die sich in transversaler Richtung im Rückenmark verbreiten. Neben diesen Zellen finden sich ungefähr in gleicher Höhe wie die Hinterzellen — also schon dorsal vom Zentralkanal —

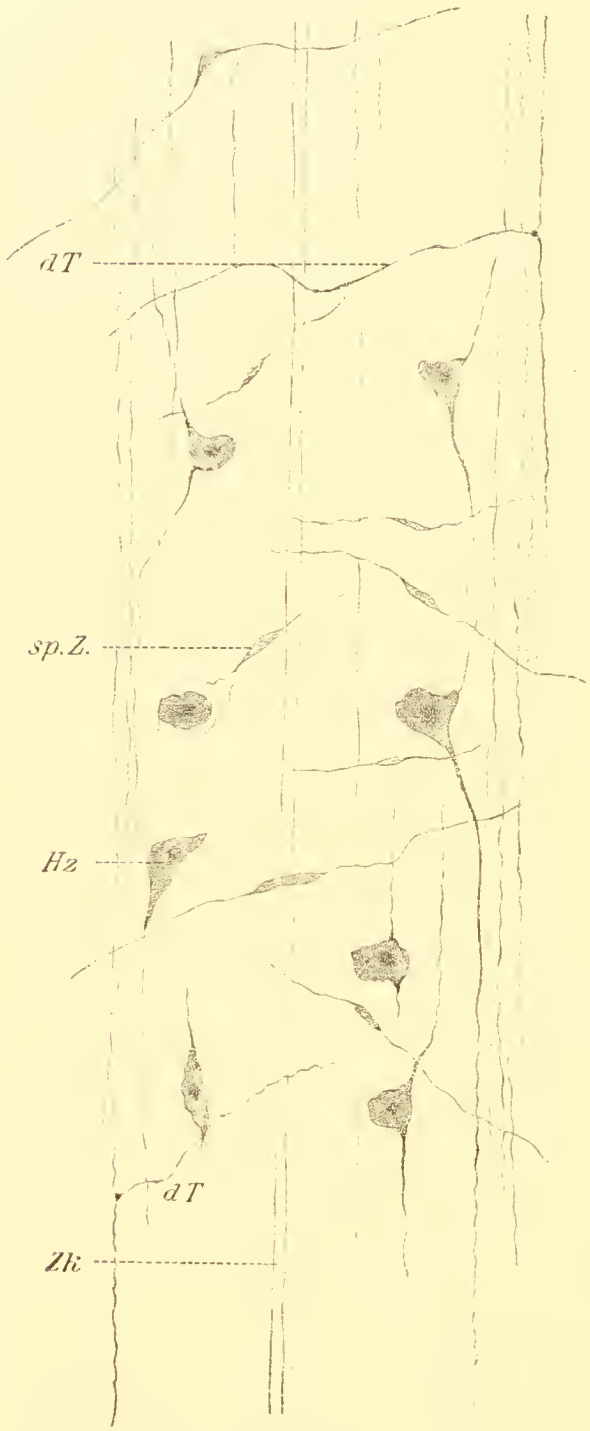
Fig. 3.

Imm. $^1/_{12}$, Oc. 8.

eine größere Anzahl ebenfalls kleiner Zellen (Textfig. 4, *sp. Z*) in transversaler Einstellung, deren langgestreckter, spindelförmiger Körper nach rechts und links Fortsätze in das Mark sendet, die sich

zum Teil schon in den ventralen Partien der hier gelegenen Hinterstränge verlieren, zum Teil aber in die dorsale Zone der seitlichen Zellbänder eintreten. In gleicher dorsaler Lage treten noch größere multipolare Elemente auf, deren Fortsätze ganz unregelmäßig nach allen Richtungen verlaufen. Häufig konnte ich diese Zellen nicht finden. KOLMER hat auf diese Zellen zuerst hingewiesen und gibt an, daß er an ihnen Längsfortsätze beobachten konnte, die sich in mäandrischen Linien zwischen den MÜLLERschen Fasern hinzogen. Auch fügt er hinzu, daß sich bei höheren Vertebraten kaum Homologa zu diesen Formen finden ließen. Die Schwanzpartie des Rückenmarkes scheint in ihrem zelligen Aufbau einige Besonderheiten aufzuweisen. Die Hinterzellen erschienen mir in dieser Partie gedrängter; ferner konnte ich hier, leider nur in einem Falle, das Vorkommen einer Kolossalzelle nachweisen, deren nur schwach gefärbter Körper das Drei- oder Vierfache einer sonstigen großen Zelle erreichte. Von den Fortsätzen war nichts zu erkennen. Regelmäßig aber konnte ich in diesem hinteren Teile Zellen finden, die zwei- bis dreimal so groß als die übrigen Zellen waren. Sie wiesen dicke Fortsätze auf, die über den Zentralkanal hinüber bis zum anderseitigen Rand reichten. Ihre Aufsplitterung fanden sie wie die übrigen Zellen im Oberflächenplexus.

Fig. 4.



d.T dorsale T-Fasern. *Hz* Hinterzellen. *Zk* Zentralkanal. *sp. Z.* spindelförmige Zellen.

Wir gehen nun über zu einer Darstellung der Faserbestandteile des Rückenmarkes. Hierbei ist hervorzuheben, daß bei den Cyklostomen, wie schon alle Autoren bemerkt haben, eine Markscheide fehlt. Auf Osmiumpräparaten jedoch sieht man die stärkeren Fasern wenigstens umgeben von einer schwarzen Linie. KOLMER, der diesen Verhältnissen seine besondere Aufmerksamkeit zugewendet hat, findet auf Schnitten nach der älteren BIELSCHOFSKY-Methode (Gefrierschnitte) rings um die Fasern eine der Markscheide entsprechende Substanz. Die Dicke der Fasern ist außerordentlich verschieden und es lassen sich auf Grund dieses einen Merkmales, schon die sogenannten „MÜLLERschen Fasern" allen anderen gegenüberstellen (Taf. I, Fig. 3, 4).

Diese Fasern, die von JOHANNES MÜLLER entdeckt wurden, gleichen ihrem Kaliber nach den bekannten Kolossalfasern der Evertebraten, noch mehr den MAUTHNERschen Fasern im Rückenmark der Teleostier. Eine Färbung durch Methylenblau gelingt fast nie. Sie zeigen besonders deutlich die erwähnte myeloide Hülle, die nach ihrem Verhalten gegenüber der Osmiumsäure wohl aus lipoiden Substanzen bestehen dürfte. Sowohl das Kaliber der Fasern ist schwankend als auch ihre Verlaufsrichtung. In der Regel zeigt der Querschnitt vier Bündel auf jeder Rückenmarkshälfte, zwei ventrale und zwei dorsale. Das ventromediale scheidet die Hinterzellen von den seitlichen Zellbändern, das ventrolaterale schiebt sich zwischen diese und die Randzellen. Die beiden dorsalen Bündel bestehen meist aus Fasern von geringerem Kaliber als die ventralen und es sind die Fasern nicht dicht aneinander. Ihre Lage ist im dorsalen Teile des Markes gegenüber den entsprechenden ventralen Bündeln etwas lateralwärts verschoben. In der Schwanzpartie verjüngen sich die Fasern sehr stark bis zur gewöhnlichen Dicke der übrigen Fasern und isoliert man die Fasern in einem Zupfpräparat, so merkt man, daß sie eine große Zahl kleinster Fibrillen abgeben. War die Faser noch im Zusammenhang mit dem übrigen Mark, so ließen sich durch keine Färbung diese Kollateralen sichtbar machen, weshalb es unbestimmt bleibt, wohin sich diese abzweigenden Fibrillen begeben. OWSJANNIKOW und KOLMER haben das Bestreben, den Unterschied dieser Fasern gegenüber den anderen faserigen Elementen des Rückenmarkes abzuschwächen und wollen sie bloß durch ihre besondere Dicke charakterisiert wissen. Allein durch MAYER ist festgestellt, daß sie aus großen Zellen des Nach- und Mittelhirnes entspringen und dies allein genügt schon, um sie den Fasern, die sich sonst im Rückenmark finden,

gegenüberzustellen, welche anatomische Sonderstellung gewiß auch eine funktionelle zur Seite haben dürfte.

Unter den übrigen Fasern unterscheide ich folgende Typen:

Die Bogenfasern, vornehmlich auf der ventralen Seite vorhanden und nur an den Rändern des Rückenmarkes auf die dorsale Seite aufsteigend; die motorischen Wurzelfasern, die sich nur auf der ventralen Seite finden.

Im dorsalen Teil des Markes die Fasern der sensiblen Wurzeln und medial von ihnen gelegen die Fasern der Hinterzellen.

Dem System der Bogenfasern haben Retzius und Kolmer ihre Aufmerksamkeit zugewendet. Wir finden auf der ventralen Seite querlaufende Fasern, die sich Y-förmig teilen und in weithin verfolgbare Längsfasern (Taf. I, Fig. 4, *g*) auslaufen. Den noch ungeteilten Stamm nennt Kolmer Hauptfaser. Verfolgen wir diesen in der Richtung weg von der Verzweigungsstelle, so wird die anfänglich dicke Faser außerordentlich dünn und geht in den meisten Fällen so dem Auge verloren. In einer Anzahl von Präparaten konnte ich nun diese dünne Faser weiter verfolgen; sie macht komplizierte Windungen und endigt schließlich in einem mehr oder weniger vortretenden Fortsatze einer Zelle der seitlichen Zellbänder. Dieser Ursprungsfortsatz entsendet vom distalen Ende, das etwas verdickt ist, neben der Bogenfaser, die einen Neuriten darstellt, eine zweite Faser, die nach kurzem Verlauf zwischen den übrigen Zellen endigt und offenbar ein Dendrit ist (Taf. I, Fig. 1, *h*). In diesem Ursprungsfortsatz sehe ich eine modifizierte Form des bekannten „Ursprungskegels". Nebst diesem ist nach Ramón, van Gehuchten, Lenhossék noch für den Neurit charakteristisch die gleichmäßige Abnahme des Kalibers und nicht zum wenigsten die Verlaufsrichtung samt Endigung. Daß die Bogenfaser gerade an ihrem Ursprung so dünn ist, um nach kurzem Verlauf stark anzuschwellen, hat nichts Ungewöhnliches an sich, seitdem ein ganz gleiches Verhalten an anderen Objekten festgestellt ist, z. B. durch van Gehuchten bei Amphibien bezüglich der motorischen Fasern. Hier ist der Platz, eine Bemerkung von Kolmer zu streifen. Bei Besprechung der sogenannten „gemischten Fortsätze" — der Ausdruck rührt von Nansen her und wurde von Retzius übernommen — d. i. also von Dendriten, von denen sich eine Faser abspaltet, die sich nicht dendritenartig ramifiziert, sondern eher einem Achsenzylinder gleicht, sagt er, daß diese Bezeichnung keine rechte Bedeutung mehr haben könne, da bei der Unterscheidung

von Dendriten und Achselzylindern ihrer „physiologischen Dignität“ nicht Rechnung getragen wurde, denn beide sind reizleitend. Für histologische Begriffe aber können doch nicht physiologische Merkmale konstitutiv sein, denn das physiologische Verhalten ist ja erst aus dem anatomischen erschlossen, also konsekutiv. Die Frage ist demnach nur, ob sich überhaupt histologisch ein „gemischter Fortsatz“ nachweisen läßt. Ich habe oben zwei solche Fälle mitgeteilt; doch erscheint mir dies einstweilen zu wenig und ich muß daher die Entscheidung in dubio lassen.

Kolmer fährt aber fort, er bezweifle, ob bei den Cyklostomen „histologisch besonders charakterisierte Achsenzylinder“ überhaupt von den Dendriten zu unterscheiden sind. Das ist entschieden zu weit gegangen. Ich erinnere nur an die Hinterzellen, wo sich die Längsfortsätze deutlich von den übrigen unterscheiden. Übrigens will ja Kolmer gerade die Bogenfasern mit Zellen in Zusammenhang bringen, nämlich den Randzellen. Ich konnte nie etwas Derartiges beobachten. Wohl aber, wenn sich die Hauptfaser dem Rande näherte, bog sie bald um gegen das seitliche Zellenband. Auch Kolmer selbst ist seiner Beobachtung nicht ganz gewiß; denn auf Seite 199 ist die Beobachtung zwar als bestimmt für einige Male angegeben, auf Seite 192 schiebt sich aber das Wörtchen „schien“ dazwischen. Die Bogenfasern gehören zu Zellen der seitlichen Zellbänder, speziell zur Gruppe der spindelförmigen Zellen. Die Dendriten waren leider meist nur schwach gefärbt, so daß ich über ihre Verteilung nichts mitteilen kann. Über den Verlauf der Bogenfasern ist zu berichten, daß die Hauptfaser in den meisten Fällen, die Mitte überkreuzend, sich in die andere Markhälfte begibt, wo sie sich in die zwei Längsäste teilt, die nach einigen Schlängelungen gegen den Rand ziehen, teils der ventralen, teils der dorsalen Fläche genähert. Die Fasern geben zahlreiche Kollateralen (Taf. I, Fig. 1, *j*) ab, die entweder in der Längsrichtung verlaufen oder gegen den Rand hin ziehen. An gut gelungenen Präparaten sieht man weiter von den Kollateralen eine große Zahl feinster Fäserchen abgehen, die alle in den Oberflächenplexus eintreten. In ebensolcher Weise enden die längsverlaufenden „Stammfasern“, indem sie sich allmählich im Randgebiet aufsplittern, aber nicht in Form von typischen Telodendrien um bestimmte Zellen, sondern auch ihre Endreiserchen münden in das Oberflächennetz. Zelle und Verbreitungsgebiet des Neuriten lagen hier in entgegengesetzten Rückenmarkshälften — der heteromere Typus von Strangzellen nach van Gehuchten. Auch die beiden

anderen Typen finden sich, der tautomere: Zelle und Neurit gehören derselben Seite an und der hekateromere: Zelle und der eine Längsfortsatz des Neuriten bleiben auf einer Seite, der zweite Längsast sucht die andere Hälfte des Markes auf. Die Bogenfasern ergeben in ihrer wechselseitigen Durchkreuzung ein sehr charakteristisches Bild, genau so wie die Kommissurenfasern im Rückenmark von Amphibien, wie sie VAN GEHUCHTEN fand. Auf einen Umstand will ich noch aufmerksam machen, nämlich, daß sich die Kollateralen der Bogenfasern häufig unter die austretenden Wurzelfasern mengen, und es entsteht so ein Bild, das vielleicht OWSJANNIKOW Anlaß gab zu der Anschauung, daß die Wurzelfasern nur Kollateralen von Längsfasern seien.

Ein zweites ventrales Fasersystem bilden die motorischen Wurzelfasern. Sie bilden mehr oder weniger dichte Bündel, die etwas medialwärts vom Rand das Rückenmark verlassen. Verfolgen wir sie von ihrer Austrittsstelle, so laufen sie meist (Taf. I, Fig. 1, *k*) ein kurzes Stück transversal, um dann im Knie in die Längsrichtung umzubiegen, aus der sie nicht mehr abweichen, obwohl man sie oft über mehrere weiterfolgende Wurzelgebiete verfolgen kann. Dann versagt aber die Färbung, weshalb sich ein sicherer Zusammenhang mit einer Zelle nicht auffinden ließ. Doch ist es wahrscheinlich, daß sie zu dem triangularen Typus der seitlichen Zellbänder gehören, da die Hinterzellen nicht in Betracht kommen und die Randzellen ihrer Zahl nach zu spärlich sind, um die mächtige Fasermasse aus sich hervorgehen zu lassen. Ich fand aber einige Male motorische Fasern, die unmittelbar nach ihrem Eintritt ins Mark umbogen und hart am Rand weiterliefen. Es liegt die Vermutung nahe, daß diese zu den Randzellen in Beziehung treten, d. h. die letzteren stellen vielleicht nur einen besonderen Typus von motorischen Zellen dar. Daß eine Faser einen rein transversalen Verlauf hätte, ohne in die Längsrichtung umzubiegen, konnte ich nie beobachten und es erscheint deshalb unwahrscheinlich, an einem Querschnitt motorische Zelle samt austretender Faser beobachten zu können, wie es die älteren Autoren angeben. Die von KOLMER gefundenen dicken, motorischen Fasern konnte ich ebenfalls wahrnehmen und ihre überraschende Verjüngung beobachten. Kollateralen kamen, soweit die Fasern verfolgbar waren, nicht zur Beobachtung.

Auf der dorsalen Seite finden sich die sensiblen Fasern. Ihre Wurzeln sind (Taf. I, Fig. 1, *l*) gegen die Querebene der motorischen Wurzeln verschoben, auch sind sie weniger reich an Fasern als

letztere. Ihr Eintritt erfolgt schon stark der Medianlinie genähert. Es finden sich zweierlei Fasern, die einen erleiden bald nach ihrem Eintritt die seit NANSEN so oft beschriebene T-förmige Aufteilung in zwei längsverlaufende Äste, während die anderen ohne Teilung im rechten Winkel in die Längsrichtung umbiegen. Diese letzteren möchte KOLMER mit den Hinterzellen in Zusammenhang bringen. Ob die Fasern Kollateralen abgeben und wie sie endigen, ließ sich nicht feststellen.

Dorsal vom Zentralkanal findet man ein dichtes Faserbündel, das sich sehr klar von den übrigen Teilen des Rückenmarkes abhebt, ohne daß dies Verhalten in der Literatur genügend betont wäre. Zwar spricht KOLMER von längsverlaufenden dorsalen Fasern, doch die genauere Lage ist weder aus Text noch Abbildung ersichtlich. Am Querschnitt des DELAFIELD-Präparates (Taf. I, Fig. 3) zeigt der Raum zwischen Zentralkanal, Hinterzellen und dorsomedialem Bündel der MÜLLERschen Fasern ein fein punktiertes bis homogenes Aussehen, während die übrigen Teile stets auch größere Faserschnitte aufweisen. Noch deutlicher wird das Bild an einem horizontalen Längsschnitt. Daselbst (Taf. I, Fig. 4) ziehen zu beiden Seiten des Septum posticum äußerst zarte Fasern in kleineren Windungen der Längsrichtung des Markes parallel; auch erscheinen sie von zahlreichen Körnchen übersät. Dies gilt für ein Eisenhämatoxylinpräparat. Mit Methylenblau färbt sich diese Region des Markes nur sehr blaß. Doch läßt (Textfig. 4) sich mit Sicherheit feststellen, daß das oben beschriebene Faserbündel aus den Längsfasern der Hinterzellen gebildet wird. Die Fasern verlassen die Zellen meist etwas schief gegen die Längsrichtung und biegen dann in die Richtung genau parallel zum Zentralkanal um; die einzelne Faser läßt sich trotz der blassen Färbung noch weit in dem Faserbündel verfolgen, das wir wohl Hinterstrang nennen können. Die Fasern zeigen auch im Methylenblaupräparat die zarten, wellenförmigen Windungen. Des öfteren glaubte ich den Befund von FREUD bestätigen zu können, der bekanntlich angab, der eine der Längsfortsätze biege gegen den Rand um und begebe sich in eine sensible Wurzel. Stets erwies sich das Bild als trügerisch. Es liegen, wie schon oben geschildert, in dieser Gegend — Basis der Hinterstränge — spindelförmige Zellen, deren Querfortsätze sich häufig so an die Längsfasern ansehmiegen, daß eine Kontinuität vorzuliegen scheint und der Anblick einer nach außen umbiegenden Strangfaser erweckt wird. Besonders bei Anwendung einer Imprägnationsmethode wird hier viel Kritik geboten sein.

Durch diesen negativen Befund kann natürlich die bestimmte positive Angabe Freuds nicht erschüttert werden und dies um so weniger, als es mir nicht gelang, die Endigung der Fasern anderswie festzustellen. Das Bild des Hinterstrangs wird nämlich komplizierter durch die sensiblen Wurzelfasern, die an den dorsolateralen Teilen des Hinterstrangs ihren Längsverlauf nehmen.

Es findet sich aber noch eine dritte Gruppe von Fasern im Hinterstrang (Textfig. 4, *d T*). Man sieht eine querlaufende Faser, die äußerst dünn beginnt, sich verdickt, den Zentralkanal dorsal überschreitet und sich dann T-förmig teilt in zwei Längsäste, die ebenso wie die übrigen Fasern feinwellig längsverlaufen. Ob der unpaare Ast zu einer Zelle tritt, ähnlich wie bei den ventralen Bogenfasern, und so ein dorsales System heteromerer Kommissurenfasern vorliege, ließ sich leider nicht entscheiden. Es wäre auch möglich, daß es sich um sensible Wurzelfasern handelt, die ihre T-Teilung erst in der Gegenseite finden, und somit eine Ähnlichkeit mit dem Verhalten bei höheren Vertebraten, bei denen ein Teil der sensiblen Wurzelfasern in den Hinterstrang der Gegenseite zieht, vorhanden wäre. Um für die Beschreibung einen Namen zu haben, bezeichnen wir sie unverbindlich als dorsale T-Fasern.

Wir haben bisher die Elemente des Rückenmarkes isoliert betrachtet, herausgelöst aus ihrem Zusammenhang mit den übrigen Bestandteilen; fügen wir sie in natürlicher Zahl und Anordnung zusammen, so werden sich bestimmte topographische Gebilde aus ihnen konstituieren, die wir am besten an Hand schematischer Zeichnungen betrachten können, wobei wir alle Elemente in die Transversalebene projiziert denken. An einem wirklichen Querschnitt findet man kaum je alle zu betrachtenden Fasern oder Zellen.

Eine erste Gruppierung liegt vor in der Unterscheidung von „Grau“ und „Weiß“. Da man mit dieser Bezeichnung nicht auf eine Farbendifferenz allein abzielt, sondern eher auf Zellansammlungen, respektive kompakte Fasermassen, dürfen wir diese Namen auch für das Rückenmark von Ammocoetes anwenden. Das Grau zerfällt demnach — für den Querschnitt ist der Name „Kern“ gebräuchlich — in den Hinterkern (Säule der Hinterzellen), Seitenkern (seitliches Zellband) und Randkern (Säule der Randzellen).

Die weiße Substanz besteht neben den Müllerschen Fasern, deren weniger konstante Anordnung schon besprochen wurde, aus folgenden Strängen (Taf. I, Fig. 5):

Die motorischen Wurzelfasern bilden je rechts und links einen an der Ventralseite gelegenen Strang, der vom Randkern aus sich ungefähr ein Drittel der Rückenmarksbreite medial erstreckt, der rechte und linke motorische Vorderstrang.

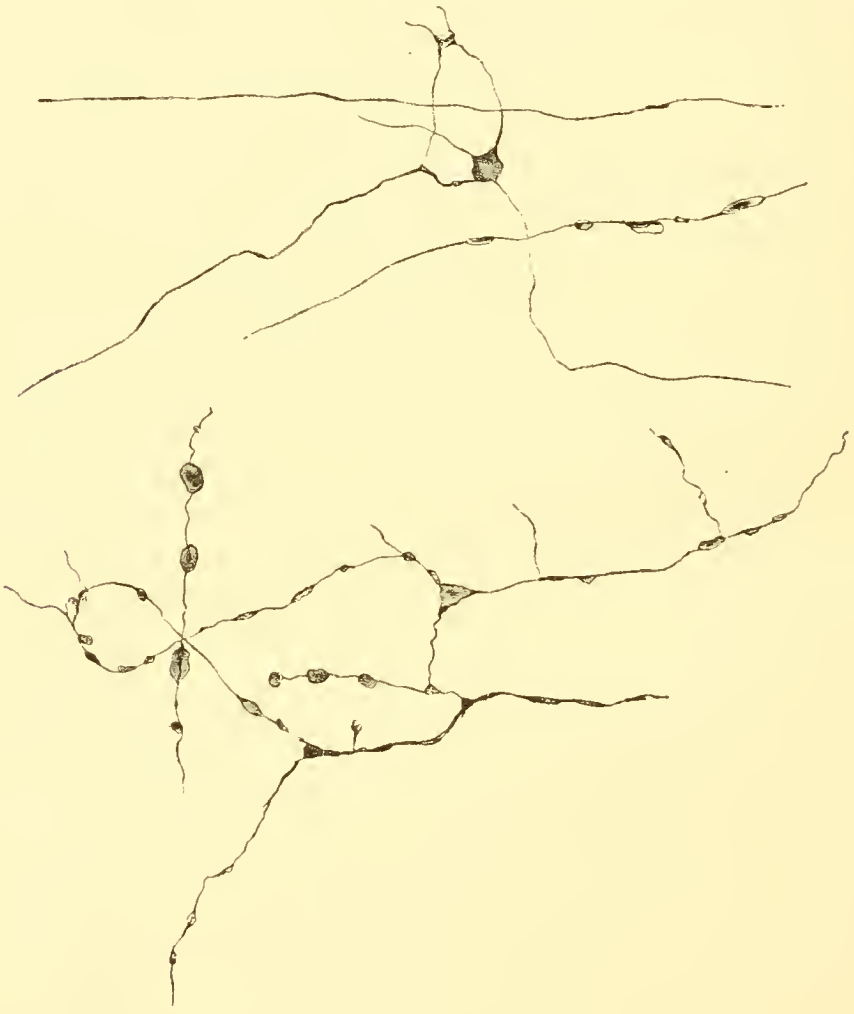
Weiter der Hinterstrang sich keilförmig gegen den Zentralkanal vorschiebend, zusammengesetzt aus den sensiblen Wurzeln, Fortsätzen der Hinterzellen und den dorsalen T-Fasern.

Die Fasern der Kommissurenzellen des Seitenkerns (Bogenfasern) bilden den Seitenstrang, der in einen dorso-lateralen und einen ventralen Teil zerfällt. Letzterer vermengt sich mit dem motorischen Vorderstrang und besteht in seinen medialen Partien mehr aus längsverlaufenden Kollateralen der Bogenfasern, während die Stammfasern im dorso-lateralen Teil ihren Platz finden. Dies die Längsfasern der weißen Substanz. Ihre querverlaufenden Bestandteile bilden Kommissuren: Eine ventrale gebildet durch die Hauptfasern und die Dendriten der Zellen aus dem Seiten- und Randkern; eine dorsale bestehend aus den T-Fasern und den Querfortsätzen der daselbst liegenden spindelförmigen Zellen.

Ein Gebilde bleibt noch zu besprechen, der sogenannte „Plexus perimedullaris“. Er stellt sich dar als ein dichtes Gewirr feinster Fäserchen, die außerordentlich reich mit Varikositäten besetzt sind. Was diese letzteren betrifft, so zeigen sie entweder die Form blau gefärbter Farbenknötchen, oder sie sind sehr blaß und man erkennt, daß es sich um ein Auseinanderweichen der perifibrillären Substanz handelt *(III 7)*, mitten hindurch zieht dann die Fibrille. Jede Verzweigungsstelle einer Faser zeigt ein solches Knötchen, das dann oft dreieckig gestaltet ist, und man kann sehen, wie sich drei Fibrillen in einem Punkte treffen. Ob alle Varikositäten nur Erscheinungen des Absterbens sind, ist zweifelhaft. Jedenfalls ist ihr konstantes und massenhaftes Auftreten bei der Methylenblaumethode für den Plexus charakteristisch. Ist nun dieser ein echter „Plexus“, d. h. sind die Fasern in Kontinuität oder handelt es sich um ein „Filzwerk“? Einige Male habe ich (Textfig. 5) Maschenbildungen beobachten können. Damit ist wenig erreicht, denn die Frage spitzt sich schon weiter zu, ob es sich um Kontakt im Sinne der Neuronentheorie handle oder ob fibrilläre Kontinuität vorliegt, entsprechend der Fibrillenlehre. Eine Entscheidung hierüber war nicht zu gewinnen. Wenn wir aber überlegen, daß nicht nur die Dendriten der Zellen des Seiten- und Randkerns den Plexus bilden, sondern auch die Strangfasern durch ihre Kollateralen und Stammfasern gleicher Weise in ihn eingehen, so ist die Ansicht nicht

unbegründet, in dem Plexus einen Apparat zu erblicken, durch den die Elemente des Rückenmarkes in eine allgemeine, für alle gleiche Beziehung gesetzt werden. Aber die Fasern des Hinterstrangs, deren Endigung uns unbekannt ist? Da kommt uns eine Bemerkung VAN GEHUCHTENS zu Hilfe. Er findet auch bei Amphibien den Plexus hauptsächlich aus den Dendriten zusammengesetzt, die gegen die dorsale Seite aufsteigen und die Hinterstränge

Fig. 5.



Imm. $^1/_{12}$, Oc. 8.

umspinnen. Sie könnten die sensiblen Erregungen in die ventrale, motorische Region leiten; denn die für die höheren Vertebraten typischen Reflexkollateralen finden sich hier so wenig wie bei den Cyklostomen. Wir glauben, daß in jeder Spekulation über den funktionellen Zusammenhang der Elemente im Rückenmark des Ammocoetes gerade dieser Plexus eine zentrale Rolle zu spielen hat. Bevor wir hierauf eingeben, müssen wir einen Nachtrag einschieben.

Vorliegende Resultate waren schon in den Jahren 1905—1906 gewonnen worden, der äußere Abschluß der Arbeit verzögerte sich. Inzwischen erschien 1909 eine Arbeit von TRETJAKOFF über das gleiche Thema. Wir haben uns mit dieser Abhandlung auseinanderzusetzen, wobei sich von selbst eine kurze Wiederholung unserer Resultate ergibt.

TRETJAKOFF vermag die motorischen Ursprungszellen bündig nachzuweisen. In den Seitenkern liegen zwei Typen derselben. Die Dendriten des Typus I breiten sich in der Frontalebene aus, die Zellen des zweiten Typus senden sie auch in die Längsrichtung. Wir haben auf das gleiche Verhalten bei der Gruppe der spindelförmigen und der triangulären Zellen hingewiesen. TRETJAKOFF legt auf die Gestalt des Zellkörpers kein Gewicht und mag hierin im Rechte sein. Die Randzellen betrachtet er als vorgeschobene motorische Zellen vom Typus I. Er untersucht vornehmlich Schnitte; uns lagen Totopräparate vor. Die Randzellen zeigen nun auch Dendriten in der Längsrichtung. Beim ersten Typus entspringt der Neurit von einem typischen Ursprungskegel. Bei Typus II ist der Ursprungskegel variabel und gibt auch einen Dendriten ab. Wir fanden das gleiche Verhalten bei den Strangzellen, womit das Befremdliche derselben abgeschwächt ist. Die Neuriten vermag er nur mit Golgimethode bis zur Zelle zu verfolgen. Bei den Randzellen ist er nur auf Vermutung angewiesen, die sich auf die gesamte Zellform bezieht; wir konnten ein laterales Bündel motorischer Fasern nachweisen, das wohl zu ihnen in Beziehung tritt. In den Bogenfasern sieht er Neuriten von Kommissurenzellen, die er im Seitenkern vermutet und die sich von den motorischen Zellen nicht unterscheiden sollen; wir haben dies nachgewiesen und würden die Zellen seinem Typus II vergleichen. KOLMERS Angabe vermag er nicht zu bestätigen. Unrichtig ist seine Behauptung, daß alle ventralen Fasern motorische seien, da er hierbei den ventralen Teil des Seitenstranges übersieht. Den Hinterstrang findet er wie wir zusammengesetzt. Nur vermissen wir die dorsalen T-Fasern. FREUDS Angabe bezeichnet er als einen Irrtum. Die sensiblen Wurzelfasern sieht er in Endverzweigungen sich aufsplittern; auch geben sie kurze Kollateralen ab.

Den Begriff „gemischter Fortsatz" verwirft er. Doch möchte ich an meine Befunde erinnern; ein ähnliches Verhalten hat auch VAN GEHUCHTEN gefunden. Die MÜLLERschen Fasern hält er für ein selbständiges System, beobachtet ihre kaudale Verjüngung; wir haben auch von austretenden Fibrillen berichtet. Die übrigen

kleineren Zellelemente hält er für Koordinationszellen. Im Plexus stehen die Rückenmarkselemente durch Kontakt in Beziehung.

In den für uns relevanten Punkten besteht eine gute Übereinstimmung; daher kann auch in der physiologischen Auffassung kein Unterschied bestehen. Der Plexus ist auch bei ihm ein wichtiger Apparat. In ihm werde der Reiz diffus verbreitet und es arbeite das gesamte Rückenmark als ein einheitlicher Reflexapparat. Der Hinterkern ist vielleicht ein Umschalte- oder Summationsapparat. Motorische Impulse direkt aus dem Gehirn finden ihren Weg offenbar durch die Müllerschen Fasern. Tretjakoff widmet der vergleichenden Betrachtung der übrigen Wirbeltiere in bezug auf unser Objekt viel Platz. Doch solange auch bei diesen vieles noch unbekannt ist, können wir meines Erachtens nur nach ganz allgemeinen Gesichtspunkten urteilen.

Wir sehen, daß der Oberflächenplexus immer mehr an Bedeutung verliert und bei den höchsten Formen nur wenige Dendriten die Oberfläche des Markes erreichen. Die diffuse Reizleitung verschwindet; die Neuriten endigen in Telodendrien um bestimmte Zellgruppen, d. h. im Rückenmark etablieren sich selbständig funktionierende Unterabteilungen, meist Umschalte- und Summationsapparate mit lokalisierter Leitung. Andrerseits gerät der Eigenapparat des Rückenmarks immer mehr unter die Herrschaft cerebraler Zentren. Nach beiden Richtungen ist das Mark von Ammocoetes als ein primitives zu bezeichnen.

Herrn Prof. Dr. B. Hatschek bin ich zu tiefem Dank verpflichtet für die Anregung zu dieser Arbeit und die Ermöglichung ihres Abschlusses. Für zahlreiche Ratschläge fühle ich mich desgleichen verbunden den Herren Prof. K. C. Schneider und Prof. Dr. H. Joseph.

Zusammenfassung.

Stellen wir das für den morphologischen Aufbau Wichtige zusammen, so bekommen wir folgende Übersicht:

Die zellulären Bestandteile gliedern sich in 3 Gruppen:

a) Der Seitenkern; er enthält

1. die motorischen Zellen des Seitenkernes; ihre Neuriten beginnen sehr dünn, verlaufen longitudinal, um nach knieförmiger Biegung in dichten Büscheln als motorische Wurzeln auszutreten.

2. Strangzellen, deren Neurite, ähnlich beginnend wie die motorischen, sich in zwei Hauptäste teilen, die entweder auf derselben Seite bleiben, auf der die Ursprungszelle liegt, oder es geht

nur der eine Ast auf die andere Seite über den Zentralkanal, oder es sind schließlich beide Äste auf der anderen Seite des Rückenmarkes zu finden. Die beiden letzteren Fälle ergeben KOLMERS „Bogenfasern".

3. Kleine Assoziationszellen.

b) Der Randkern enthält die Randzellen, die wahrscheinlich motorischer Natur sind, da ein schwaches Bündel motorischer Fasern am Rand verlaufend sich diesen Zellen nähert.

c) Der Hinterkern besteht

1. aus den FREUDschen Hinterzellen. Ihr multipolarer Körper entsendet zwei in der Längsrichtung verlaufende Neurite, deren Umbiegen in eine sensible Wurzel sich nicht beobachten ließ. Es handelt sich wahrscheinlich um einen Summationsapparat.

2. Kleinere, querliegende Zellen, die mit kurzen Ausläufern versehen, Assoziationselemente darstellen.

Die faserigen Bestandteile des Rückenmarkes ordnen sich folgendermaßen:

a) Vorderstrang. In seinem ventromedialen Teil aus motorischen und Strangfasern, im dorsolateralen nur aus letzteren bestehend.

b) Hinterstrang. Er enthält

1. die Längsfortsätze der FREUDschen Zellen.

2. eine Gruppe von Fasern mit dem provisorischen Namen „dorsale T-Fasern".

c) Die großen MÜLLERschen Fasern, aus Zellen des Nachhirns entspringend.

Alle Zellen senden Dendriten in den Oberflächenplexus, in den auch die Endverzweigungen der Neuriten aus den Strangzellen eintreten. Nach TRETJAKOFF endigen in ihm auch sensible Wurzelfasern. Er stellt somit einen allgemeinen Beziehungsapparat dar. Wir sehen in ihm ein primitives Merkmal des Rückenmarks. Ein weiteres primitives Verhalten gibt sich in dem Überwiegen des Eigenapparates des Rückenmarkes kund.

Literaturverzeichnis.

Allgemeine Werke:

Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, II. Band, 1896.

Edinger, Vorlesung. über d. Bau der nervösen Centralorgane. 1900.

Lenhossék, Der feinere Bau d. Nervensystems. 1895.

Spezielle Abhandlungen:

Reissner, Beiträge z. Kenntnis d. Rückenmarks. Müllers Arch. 1860.

Freud, Über d. Ursprung d. hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Ammocoetes. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, LXXV, 1877.

— Über Spinalganglien und Rückenmark d. Petromyzon. Ibid. LXXVIII. 1878.

Nansen, Frithj., The structure and combination of the histol. elem. of the central-nerve-system. Bergens Museum 1887.

Retzius, Zur Kenntnis d. zentralen Nervensyst. von Myxine glut. Biol. Unters. N. F. II. 1891.

v. Gehuchten, La moelle epinière de la truite. La Cellule. T. XI. 1895.

Studnička, Ein Beitrag zur Histologie und Histogenese d. Rückenmarks. Sitzungsber. d. k. böhm. G. d. Wiss. 1895.

Mayer, Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anz. XIII. 1897.

v. Gehuchten, La moelle epinière des larves des Batraciens. Arch. de Biol. T. XV. 1898.

Owsjannikow, Das Rückenmark u. das verlängerte Mark des Neunauges. Mém. Acad. imp. Scienc. St. Petersburg. Vol. XIV. Nr. 4. 1903.

Kolmer, Zur Kenntnis d. Rückenmarks von Ammocoetes. Anatom. Hefte. Heft 88, Bd. 29. 1905.

Tretjakoff, Das Nervensystem von Ammocoetes. I. Das Rückenmark. Arch. f. mikr. Anat. Band 73. 1909.

Tafel-Erklärung.

Fig. 1. Schema des Rückenmarks, in das die einzelnen Zelltypen aus verschiedenen Präparaten eingezeichnet sind. (Immers. $^1/_{12}$, Oc. 8.)

c—f Zelltypen des Seitenstranges.

g kleine dorsale Zellen.

h Zelle der Bogenfasern.

j Verzweigungen der Bogenfasern.

k motorische Wurzel.

l sensible „ .

y Hauptfaser einer Bogenfaser.

M. Z. Motorische Zelle des Seitenkernes.

R. Z. „ „ „ Randkernes.

H. Z. Hinterzelle.

Fig. 2. Totopräparat überfärbt. (Oc. 3, Obj. 5.)

H. Z. Hinterzellen.

s. Z. seitliches Zellenband.

R. Z. Randzellen.

Fig. 3. Querschnittshälfte (Kalium. bichrom. Osm. Delafield). Obj. 7, Oc. 3.

H. K. Hinterkern.

S. K. Seitenkern.

R. K. Randkern.

H. S. Hinterstrang.

M Müllersche Faser.

Fig. 4. Längsschnitt.

S. Z. seitliches Zellenband.

Z. K. Zentralkanal.

H. S. Hinterstrang.

H. Z. Hinterzelle.

Fig. 5 u. 6. Schemata, um die Verteilung der Kerne und Stränge zu zeigen.

H. K. Hinterkern.

S. K. Seitenkern.

R. K. Randkern.

M Müllersche Faser.

H. S. Hinterstrang.

m. V. motor. Vorderstrang.

v. S. u. *dl. S.* ventraler und dorsolateraler Seitenstrang.

d. C. dorsale Kommissur.

v. C. ventrale „

Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren.

Von **Dr. Heribert Leder** (Triest).

(Mit 2 Tafeln und 27 Textfiguren.)

Zweck folgender Arbeit ist es, den Aufbau eines einfachen Arthropodengehirnes mit möglichster Vollständigkeit zu erforschen, um hiedurch die Grundlagen für eine morphologische Vergleichung dieses Organs wenigstens innerhalb der Krebsreihe zu erlangen. In einigen Punkten, hoffe ich, ist meine Arbeit von Erfolg gewesen; leider in anderen bisher nicht. Dennoch glaube ich, daß auch dieser erste Ansatz zur Lösung ein bescheidenes Interesse finden kann; andrerseits erringen sich die Cladoceren gerade jetzt durch ihre Eignung zu vielen experimentellen Forschungen starke Beachtung und auch in dieser Hinsicht dürfte eine Erweiterung unserer Kenntnisse, speziell des Nervensystems, nicht unerwünscht sein.

Den Stoff gliedern wir uns in folgende Kapitel:

a) Literatur und Methoden;
b) Allgemeine Übersicht der Bauverhältnisse;
c) Das Gehirn und seine Sinnesorgane;
d) Das periphere Nervensystem des Körpers;
e) Physiologische Bemerkungen;
f) Allgemeines und Zusammenfassung.

Literatur und Methoden.

Die Zahl der Arbeiten über unser Thema ist nicht gering. Teils haben sich die Autoren gelegentlich der anatomischen Untersuchung der Daphniden auch mit dem Nervensystem beschäftigt, wie Leydig, Claus u.a., oder aber es war speziell auf das Nervensystem abgesehen, wie Samassa oder Cunnington. Eine bessere Übersicht läßt sich geben, wenn wir mehr auf die Methoden der einzelnen Untersucher achten; denn gerade beim Nervensystem

entscheidet über die zu erlangenden Resultate vor allem die angewandte Untersuchungsmethode.

Wegen seiner Durchsichtigkeit regt der Daphnidenkörper zu einer Untersuchung in vivo an ohne Anwendung von Fixationsmitteln. Diesen Weg gingen die älteren Autoren und gelangten hiebei zu wichtigen Feststellungen, die sich gemäß der Methode nur auf die äußere Form und Gliederung beziehen konnten. Leydig, Weismann, Claus, Spangenberg haben wir hieher zu rechnen. In den inneren Bau suchten sie nur auf Zupfpräparaten einzudringen, aus denen aber zumal bei einem so kleinen Objekt nichts Gesichertes zu entnehmen ist. Claus wandte später auch schon die Schnittmethode an, um den Bau des Medianauges zu erforschen. Die Fragen, um deren Lösung sich die Forscher dieser Epoche bemühten, sind vor allem die Gliederung des Zentralnervensystems. Es wird gezeigt, daß es sich in Gehirn und Bauchmark einteilen läßt, die beide durch Schlundkonnektive verbunden sind. Am ersteren lassen sich die Augenganglien unterscheiden, die Tractus optici, auch bei manchen (Claus) Opticus genannt, und das Gehirn im engeren Sinne. Es wird darauf hingewiesen, daß die beiden ersten Teile paarig sind, wenigstens in ihrer Anlage (Leydig), daß das Gehirn sich aber aus einem unpaaren Teile und angelagerten paarigen Partien zusammensetzt, welche Gruppierung wiederum mit entsprechenden paarigen und unpaaren Sinnesorganen des Kopfes korrespondiert. Nebst dem großen Komplexauge, das mit den optischen Ganglien zusammengehört, werden das unpaare Medianauge untersucht und die paarigen Frontal- und Nackensinnesorgane. Das Bauchmark hingegen besteht bei den meisten Formen in seiner typischen Ausbildung aus zwei unter dem Darm gelegenen Strängen, die entsprechend den Extremitäten gangliöse Anschwellungen aufweisen und durch Kommissuren in Verbindung gesetzt sind. Von feineren Details der inneren Organisation werden nur Punktsubstanz und Ganglienzellenbelag unterschieden. Besonderes Interesse erregt ein in der Seitenansicht kreisförmig erscheinendes Gebilde im Gehirn, dem der Name Zentralkörper gegeben wird; die Art seiner Zusammensetzung, ob aus Ganglienzellen oder Punktsubstanz, bleibt noch unentschieden.

Ein zweites Problem wird noch von einer Gruppe von Forschern aufgegriffen: das nach der metameren Zusammensetzung des Kopfes, das dann einen Vergleich mit den höheren Krebsen herausfordert. Im besonderen sind hier Claus einerseits, Ray-Lankester resp. dessen Schüler Pelseneer zu ganz verschie-

denen Anschauungen gekommen; die Diskussion dreht sich vornehmlich um den morphologischen Wert der ersten und zweiten Antenne und deren Innervationszentren. Freilich sind diese Arbeiten speziell über Euphyllopoden ausgeführt worden, kommen aber vermöge ihrer allgemeinen Bedeutung natürlich auch für die Cladoceren in Betracht. Zur Entscheidung derartiger Fragen bedarf es aber schon einer besseren Technik, und daher sehen wir die nächsten Arbeiten schon im Zeichen der Schnittmethode.

Samassa bediente sich der Schnittechnik zur Aufhellung des anatomischen Baues. Er untersuchte mehrere Vertreter der Cladoceren. Ihm gelang es, in manchen Punkten auch feinere Differenzierungen des inneren Baues, namentlich der Punktsubstanz, aufzufinden. In ähnlicher Weise geht auch Cunnington vor. Er beschränkt sich auf *Simocephalus* und gibt vor allem ein Modell des Zentralnervensystems. Von Carlton wird das Gehirn von *Leptodora* an Schnittserien untersucht. Er findet eine gesetzmäßige Verteilung der Punktsubstanzballen und gibt den einzelnen Partien auch entsprechende Bezeichnungen, die auch von Cunnington akzeptiert wurden. Hierher werden wir auch die Arbeit von Nowikoff über *Limnadia* zu rechnen haben, auf die wir uns manchmal zu beziehen haben werden. Samassa sowohl wie Cunnington und Carlton, die am genauesten über innere Details berichten, verzichten, auf den Faserverlauf einzugehen, da sie zwar spezielle Methoden, wie Golgis Imprägnierung und Ehrlichs Methylenblau versucht haben, bei den niederen Krebsen aber keinen Erfolg zu erzielen vermochten.

Gleichwohl sind auch diese Methoden, durch die wir kraft ihrer elektiven Wirksamkeit den Faserverlauf der nervösen Zentren sowohl als auch den Zusammenhang zwischen Fasern und Zellen aufhellen können, trotz gegenteiliger Behauptungen bei den Cladoceren anwendbar.

G. Retzius hatte sich die Daphniden ausersehen, um an diesen kleinen Objekten mit Hilfe der Golgi-Methode ohne Anwendung von Schnitten ein Gesamtbild des nervösen Apparates eines kleineren Wirbellosen zu bieten. Sein Wunsch ging zum Teil aus rein äußeren Schwierigkeiten, wie Ausgehen des geeigneten Materials, nicht in Erfüllung und seine diesbezügliche Arbeit bezeichnet er selbst als Bruchstück zur Anregung für andere Untersucher. Retzius hat aber hiermit den Beweis erbracht, daß die Silbermethode wichtige Resultate bei den Cladoceren zutage zu bringen vermag. Wir werden seine Ergebnisse vor allem immer zum Ver-

gleich und Ergänzung heranziehen müssen. Nach der Literatur zu schließen, ist aber diese Arbeit dem Forscher entgangen, der als nächster über das Nervensystem unserer Tiere Mitteilungen gemacht hat, A. Fischel nämlich erwähnt nicht die Arbeit von Retzius, obwohl sie an manchen Punkten zur Klärung hätte beitragen können.

Wir haben die Autoren bisher nur kurz referierend angeführt, da wir erst später auf die einzelnen speziellen Befunde werden zurückkommen müssen. Bei der Arbeit Fischels wollen wir gleich auch hier etwas verweilen, ihrer methodischen Seite halber.

Fischel hatte in seiner Arbeit über vitale Färbung vor allem mehr physiologische Interessen und sie ist in diesem Sinne eine Fortsetzung der bekannten früheren Forschungen dieses Autors. Vor allem sind es die vital darstellbaren Granula in ihrem Verhältnis zur Zellarchitektur, was ihn interessierte. Er behandelt dieses Thema unter Anwendung einer großen Anzahl von „vital färbenden" Stoffen. Andrerseits hegte er die Überzeugung, „daß die vitale Färbung eine Methode darstellt, die ganz besonders für Ermittlung der Organisationsverhältnisse gerade jener Organismen geeignet ist, die sich schlecht fixieren lassen, in lebendem (ungefärbtem) Zustande aber nur wenig von ihrer inneren Organisation zu erkennen gestatten." Er spielt hiebei vor allem auf seine Entdeckung des Alizarins als spezifischen Farbstoff an.

Fischel bezeichnet seine Methode als eine vitale und spezifische Nervenfärbung, da sie am lebenden Tier die Nerven zu färben vermag, und zwar, was besonders wichtig ist, nur die Nerven. Ersteres Prädikat ist unbestritten, letzteres hingegen schon von W. Nilsson in einer Mitteilung über *Pectinaria Koreni* widerlegt. Denn letzterer sah, daß sich auch Borstenspitzen, das Sekret von Mucusdrüsen und vor allem die Wände von peripherischen Blutgefäßen färbten. Ein ähnliches aber ist auch nach meinen Erfahrungen bei den Cladoceren der Fall. Es färbten sich nebst den Nerven ganz deutlich: die sarkoplasmatischen Teile von Muskeln, die großen Drüsen in der sogenannten Oberlippe, häufig auch die Matrixzellen von Borsten. Mit der spezifischen Wirksamkeit dem Nervensystem gegenüber ist also die Fischelsche Alizarinmethode der Methylenblaumethode nicht im Vorteil. Fischel hatte natürlich auch Methylenblau angewendet, aber am nervösen Apparat keine Erfolge erzielt, wie es ja auch übereinstimmend Samassa und Cunningtон ergangen ist. Hingegen erzählt Marcus einleitend in seiner Arbeit über Tiefseegalatheiden, daß er bei Daphnien „herr-

liche" Färbungen mit Methylenblau erzielt habe, ohne aber Abbildungen hievon zu geben. Fischel ließ sich aber — wenigstens hypothetisch — zu dem Schluß verleiten, daß Alizarin und Methylenblau einander bezüglich der Nervenfärbung ausschließen. Hat dies auch schon Nilsson für Polychäten widerlegt, so geht aus nachfolgender Darstellung hervor, daß es auch für die Cladoceren nicht gilt; denn gerade auf die Methylenblaumethode, unterstützt durch Ergebnisse mit Alizarin, baut sich unsere Arbeit auf.

Das Alizarin gibt den Nerven kirschroten bis schwarzen Ton. Es haftet an denselben in Form von Schüppchen und kleinen Körnchen und färbt nach Fischel nur die perifibrilläre Substanz. Das Alizarin kommt vor allem nur für die Darstellung des peripheren Systems in Betracht; daselbst scheint sie mir allerdings auch manchmal die Fibrillen gefärbt zu haben. Hingegen versagt die Methode vollkommen im zentralen Teil, also überhaupt dort, wo es sich um eine Anhäufung von Ganglienzellen und Fasern handelt. Man erhält höchstens durch eine Granulaanhäufung Kenntnis vom Dasein nervöser Elemente. Auch peripher gelegene Nervenzellen, wie Sinneszellen, werden durch die Alizarinfärbung oft so stark in ihrer Form verändert, namentlich eigenartig aufgetrieben, so daß ich ohne identische Befunde mit Methylenblau eine Agnoszierung der Ganglienzellen nicht gewagt hätte. Hingegen hat die Alizarinmethode feine Verzweigungen, besonders des sympathischen Systems dargestellt, demgegenüber das Methylenblau zurückstand. Beide Stoffe färben vital und alles spricht dafür, daß die gefärbten Zellbestandteile (Granula, Fibrillen) nicht etwa nur Stoffwechselprodukte oder schon abgestorbene Teile seien, sondern daß es sich hierbei um färberische Darstellung noch lebender, auch schon vorher vorhandener morphologischer Elemente handelt. Fischel hat durch Versuche festgestellt, daß die Färbung im Dunkeln besser eintritt als im Licht, was ich wenigstens für Alizarin unbedingt bestätigen muß.

Für die Untersuchung des Nervensystems der Cladoceren hätten wir also nebst den allgemeinen histologischen Methoden noch folgende spezielle: Die Golgi-Methode, zuerst von Retzius an unserem Objekte erprobt; sie liefert bekanntlich Zellen mit ihren Ausläufern. Zweitens die Fischelsche Alizarinmethode, nur auf das periphere Gebiet anwendbar. Und drittens die Ehrlichsche Methylenblaumethode, die bisher bei unserem Objekt nicht gelingen wollte. Sie färbt die Zellen mit den zugehörigen Ausläufern über sehr weite Strecken; die Bilder sind klar und eindeutig gegenüber der Golgi-Methode. Auch vermag sie uns die Fibrillen aufzuweisen.

Zur Darstellung dieser bedient man sich aber besser der neueren Methoden, besonders der Bielschofskyschen. In größeren Zellen vermag man mit ihr die Fibrillengitter darzustellen. Sonst kann sie uns eigentlich nur über den hauptsächlichsten Faserverlauf im Gehirn orientieren. Denn zu feineren cytologischen Studien ist unser Objekt hauptsächlich wegen der Kleinheit der zellulären Elemente ungeeignet, abgesehen von technischen Schwierigkeiten (Chitin etc.). Bezüglich der Methylenblaumethode möchte ich noch nachtragen, daß ich sehr starke Lösungen anwandte, dieselben etwa 15—20 Minuten einwirken ließ bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Bei niedrigerer Temperatur bedarf es auch einer längeren Einwirkungsdauer.

Die vitalen Färbungsmethoden leiden allerdings unter einem großen Übelstande. Sie lassen sich nicht oder nur schwer fixieren. Es ist natürlich keines der üblichen Mittel — Ammon. molybd. und pikrinsaures Ammoniak — unversucht geblieben. Leider ohne jeden Erfolg gegenüber dem Methylenblaubild. Offenbar setzt die Chitinhülle dem Eindringen zu großen Widerstand entgegen; andrerseits bleibt eine Zelle oder Faser, sobald sie sich einmal gefärbt hat, nicht länger als etwa 10 Minuten gut abgegrenzt sichtbar. Dann werden in der Regel die Zusammenhänge zwischen Zelle und Fasern undeutlich, die Zellen färben sich schließlich intensiv blau, während die Fortsätze erblassen. Man ist daher genötigt, eine große Zahl von Präparaten zu machen und dann die Kombination nach den einzelnen angefertigten Skizzen zu verfertigen. Günstiger liegt die Sache in dieser Beziehung bei der Alizarinfärbung. Hier hält der Farbenton in aller Deutlichkeit recht lange an, sogar auch nach dem Tode des Objektes und gestattet, gemächlich eine Zeichnung anzufertigen. Versuche mit Kaliumacetat als Fixiermittel sind mir nicht gelungen, doch verschlägt dies nicht viel. In Glyzerin eingebettet halten sich die Präparate mehrere Tage.

Es wird jetzt erübrigen, über das Material selbst zu sprechen. Verwendet wurden Vertreter der Daphniden: *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina* und *Hyalodaphnia Jurinei*, einige Male auch *Bosmina longirostris cornuta*. Die Versuche an diesen Tieren wurden noch hauptsächlich in Wien vorgenommen. Die wichtigsten Resultate erhielt ich aber an einer Daphnide aus der Umgebung von Triest. Die Bestimmung derselben führte mich auf eine der *Daphnia pulex* nahestehende Form. Ich konnte sie mir aus den Wasserreservoiren des botanischen Gartens in Triest stets in hinreichender Menge verschaffen.

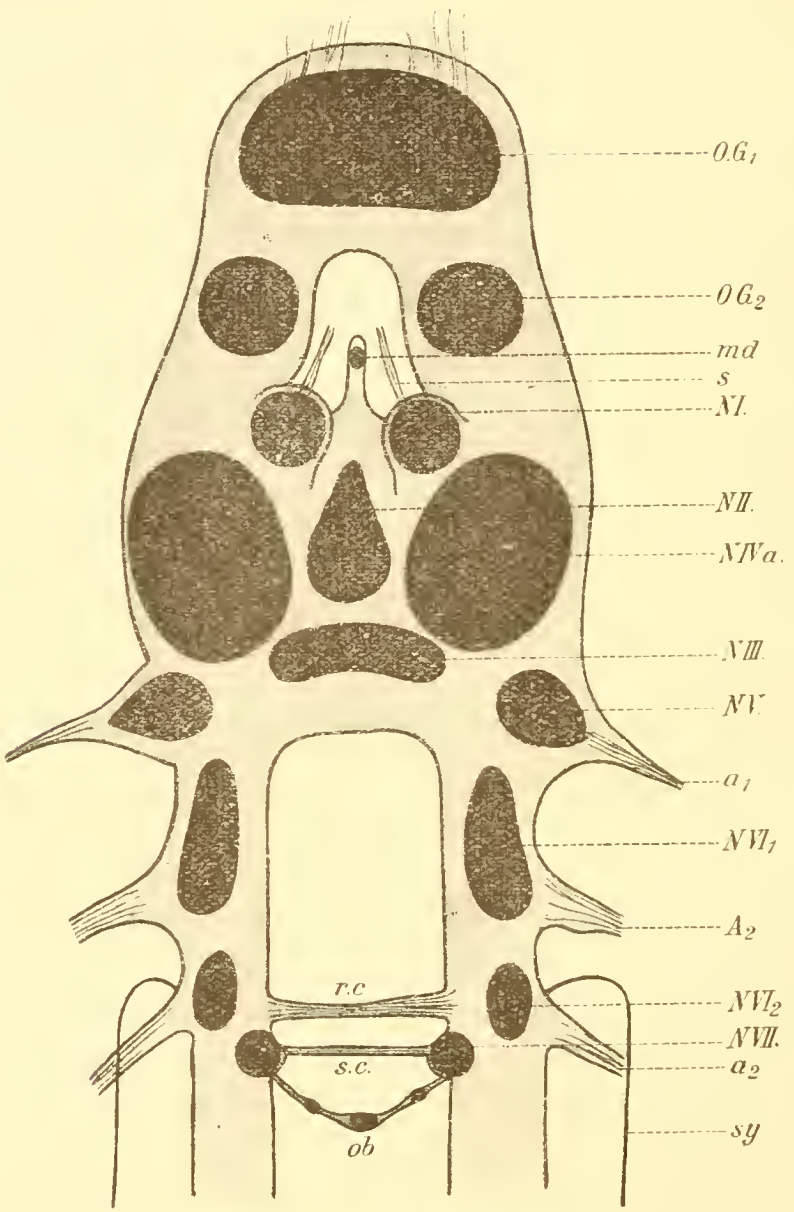
Allgemeine Übersicht der Bauverhältnisse.

Wir müssen uns zuerst einen Überblick über die anatomischen Details verschaffen. Wir beginnen am besten mit der Partie, die dem Auge zugehört (Fig. 1). Aus dem großen Komplexauge kommen eine große Anzahl feiner Nervenbündel, die rückwärts in die optischen Ganglien führen. Wir betonen gleich hier, daß man an den vorgeschobenen, optischen Zentren zwei Teile unterscheiden kann, ein dem Auge genähertes ($O.G_1$) und ein zweites proximales ($O.G_2$), dem Hirn näher liegendes Ganglion. Was die Ausbildung dieser Ganglien anbelangt, läßt sich unter den Phyllopoden vergleichend folgendes beobachten. Bei den Euphyllopoden, die zwei Komplexaugen besitzen, versteht es sich, daß die Ganglien wie die Augen rechts und links, also paarig, auftreten, z. B. bei *Branchipus* oder *Limnadia*. Bei letzterer erscheinen die beiden Augen schon genähert, um schließlich bei *Limnetis* zu verschmelzen; die zugehörigen Ganglien finden sich hingegen noch getrennt vor. Derselbe Fall ist nun aber auch noch unter den Cladoceren vertreten, und zwar, wie Leydig schon gezeigt hat, bei *Eurycercus lamellatus*. Bei diesem auch noch in anderer Hinsicht interessanten Chydoriden führen die optischen Fasern aus dem einheitlichen Auge in zwei distale, vollständig voneinander getrennte Ganglien. Bei allen übrigen Cladoceren hingegen sind die distalen Ganglien median verschmolzen zu einem auch innerlich einheitlich gebauten Gebilde, an das sich rückwärts an den beiden Seiten die proximalen Ganglien anschließen, die z. B. bei den Daphniden durch einen Spaltraum getrennt sind; aus diesen proximalen Ganglien gelangen die Tractus optici beiderseits an den dorsalen lateralen Ecken in das Gehirn. Diese Verhältnisse lassen sich am besten an einer Ansicht von unten (Textfigur 1) erläutern, an der man ohne weiteres den ausgesparten Raum erkennen kann. Seine Begrenzung bilden in unserem Falle vorn das unpaare Ganglion ($O.G_1$), rückwärts das Gehirn und an den Seiten die paarigen Ganglien ($O.G_2$) und Tractus optici. Kleiner hingegen fällt dieser Raum bei *Sida* aus, was unter anderem nach unserer Meinung, die wir noch zu besprechen haben werden, damit zusammenhängt, daß hier auch die zweiten Ganglien untereinander verschmolzen sind. Schließlich gibt es auch noch den Fall, daß der optische Apparat ganz an das Gehirn herangeschoben erscheint. Dies ist bei *Leptodora* verwirklicht.

Die Tractus optici sitzen lateral dem eigentlichen Gehirn auf der dorsalen Seite an. Dieses Hirn zerlegen wir uns am besten

nach seinen inneren Neuropilmassen, die, wie wir gleich hier schon bemerken können, im wesentlichen auch seine äußere Konfiguration

Fig. 1.



Die Neuropile im Gehirn einer Daphnide (von unten).

$O.G_1$ = unpaares opt. Ganglion.
$O.G_2$ = paariges opt. Ganglion.
md = Medianauge.
s = Nerv des lateralen Frontalorganes.
$NI.$ = Neuropil des lateralen Frontalorganes.
$NII.$ = zentrales Neuropil (Medianauge).
$NIII.$ = Zentralkörper.
$NIV.a.$ = dorsolaterales Neuropil.
$NV.$ = Neuropil der Antennule.
a_1 = Nerv der Antennule.
$NVI_{1,2}$ = Neuropile der Antenne.
A_2. a_2 = Nerven der Antenne.
$NVII$ = Neuropil des Lippenringganglions (subösophag. Gangl.)
sy = Ursprung des „Darmnerven".
$r.C.$ = retroösophageale Kommissur.
$s.C.$ = subösophageale Kommissur.
$ob.$ = Oberlippenganglion.

bestimmen, in folgende Teile. In paariger Weise ausgebildet finden sich die dorsolateralen Neuropilballen ($NIVa$, b), die rechts und links dem Hirn je eine Vorwölbung aufprägen, die nach vorn und

abwärts in je eine ventrolaterale Ecke ausgeht, in deren Inneren sich zwei weitere kleine Neuropilmassen (*NI a, b*) finden, die zentrale Stelle des Nackensinnesorgans (Lateral-Frontalorgans). Der Raum zwischen diesen angeführten paarigen Bildungen wird von einem unpaaren Teil eingenommen, der an seiner vorderen ventralen Seite, also zwischen den ventrolateralen Ecken gelegen, das Medianauge trägt. Im Innern des Hirnes liegt der „präzentrale" Neuropilballen (*NII*), dem weiter caudalwärts und etwas mehr ventral der sogenannte „Zentralkörper" (*NIII*), eine Neuropilmasse von ganz außerordentlich dichtem Gefüge, folgt. Durch die Lagerung also der Neuropilballen ist vor allem die Architektonik des Gehirns bestimmt. Außen, diese Fasermassen einhüllend, finden wir die Ganglienzellen, die meist eine ein- bis mehrschichtige Decke bilden, an manchen Punkten aber gehäuft auftreten, ohne jedoch etwa „Ganglienkerne" analog jenen der Wirbeltiere zu bilden.

Die weiter folgenden Gebilde gehören schon nicht mehr dem Gehirn an, sondern sind zu den Schlundkonnektiven zu rechnen. Rechts und links treten aus dem Gehirn zwei starke Stämme aus, die zwischen sich den aufsteigenden Teil des Ösophagus fassen. In diesen Konnektiven treten wiederum Neuropilmassen auf, die von großen Ganglienzellen umlagert sind. Diese Gebilde zeigen aber keine scharfe Umgrenzung, da in der Verbindungsstrecke mit dem Gehirn nicht nur mehr oder weniger parallele Faserzüge verlaufen, sondern auch teilweise das dichte Gewirr von Punktsubstanz auftritt. Das gleiche gilt auch von dem übrigen Teil des Bauchmarkes — denn in dessen Anfangspartien befinden wir uns ja jetzt —, auch dort sind die neben den straffen Faserzügen und den meist in einheitlicher Decke über das Mark verstreuten Ganglienzellen auffindbaren Punktsubstanzballen nicht scharf abgegrenzte Gebilde, wie es sich im Hirn zeigte. Ich brauche nicht erst zu erwähnen, daß diese angeführten Punktsubstanzballen sich immer an den Stellen finden, wo die Nerven der Extremitäten abgehen, also den inneren Kern jener Gebilde darstellen, die von einer dichteren Anhäufung von Ganglienzellen begleitet, als „Ganglienknoten" bekannt sind.

Als erste Extremität tritt die zweite Antenne auf und dementsprechend ist es ihr Ganglion, dem wir oben begegnet sind. Unsere Skizze (Fig. 1) zeigt aber schon, daß hier die Verhältnisse nicht so ganz einfach liegen. Wir sehen von den Konnektiven zwei Nerven abgehen (A_2, a_2), von denen der vordere der stärkere ist; beide begeben sich zur zweiten Antenne. An ihrem Ursprung zeigen

sich Vorwölbungen, in denen noch eine große Zahl von Ganglienzellen vorhanden ist, nebst Punktsubstanz und durchziehenden Faserzügen. Kurz vor dem zweiten Nerv verläßt ein schwacher Nerv *(sy)* das Bauchmark; dieser Nerv ist bisher noch von keinem Untersucher beobachtet worden. Er gehört wahrscheinlich zum sympathischen System des Mitteldarmes. Ferner sind natürlich, wie bei allen Arthropoden mit getrennt verlaufenden Bauchsträngen, die entsprechenden „Ganglien" der beiden Seiten durch Kommissuren verbunden (Strickleiternervensystem). Diese letzteren sind nun aber bei der Untersuchung in toto recht schwer aufzufinden, da sie den Farbstoff fast gar nicht annehmen. Über ihre topographischen Beziehungen unterrichtet uns in hinlänglich genauer Weise die Schnittrekonstruktion. Cunnington findet bei *Simocephalus* zuerst ein Ganglion *($N\,VI_1$)* für den ersten Nerven der Ruderantenne und etwas weiter rückwärts ein zweites *($N\,VI_2$)* (retroösophageales) für den zweiten Nerv. Nur letzteres Ganglion weist eine ihm zugehörige Kommissur auf. Während dieses Ganglion mehr der dorsalen Seite anliegt, zeigt das Bauchmark ein klein wenig rückwärts hiervon, aber an der ventralen Seite, noch eine gangliöse Anschwellung, aus der ebenfalls ein Nerv hervorgeht, der Oberlippennerv mit seinen Ganglien, ein dem sympathischen System des Vorderdarmes zugehöriger Komplex. Das Ursprungsganglion dieses Lippenringes weist nun auch noch eine Kommissur *(s. C.)* auf, so daß an dieser Stelle zwei übereinanderliegende Kommissuren unterhalb des Darmes vorhanden sind und sich außerdem rings um den Mund durch die Oberlippe hindurch noch ein dritter Querstrang findet, der aber, wie gesagt, nicht mehr dem zentralen Nervensystem zuzurechnen ist. Besondere Verhältnisse treten erst wieder am Ende des Bauchmarkes auf; dieselben sind nur durch die vitalen Färbungsmethoden klarzulegen. Nach diesem Übersichtsbild über die äußeren Gestaltsverhältnisse wenden wir uns nun unserer eigentlichen Aufgabe zu, der Darstellung des inneren Baues, des Zusammenhanges zwischen Zellen, Fasern und Neuropil.

Das Gehirn und seine Sinnesorgane.

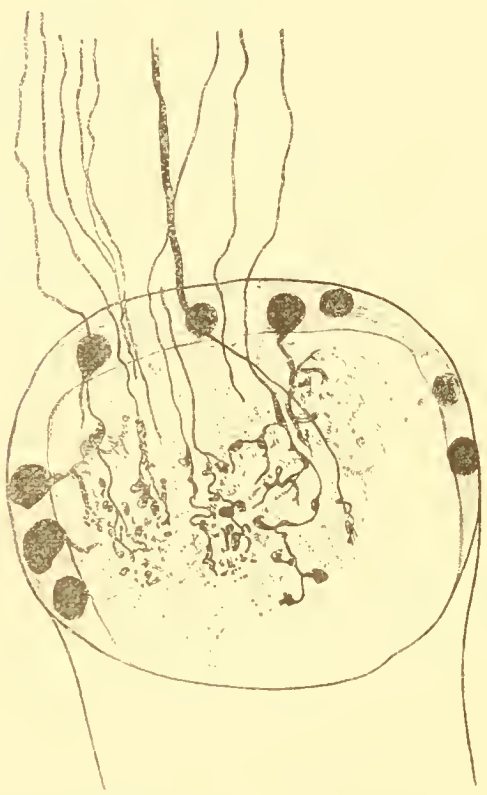
Augenganglien. Bei folgender Schilderung werden wir uns stets an die Resultate mittelst der Methylenblaumethode an *Daphnia pulex* halten und die auf andere Weise gewonnenen Ergebnisse besonders hervorheben. Das erste Ganglion ist, wie schon erwähnt, bei *Daphnia* einfach. Wir fragen uns am besten, aus welchen Zellen sich die Fasern, die seinen inneren Neuropilkern zusammensetzen,

ableiten. Da sind an erster Stelle jene Fasern zu nennen, die aus dem Auge kommen, die Optikusfasern. Dieselben treten an der vorderen Seite in zwei größeren Bündeln, einem rechten und einem linken, in das Ganglion ein, derart, daß in der Mitte ein kleiner, dreieckiger Raum frei bleibt. Jedes dieser beiden Bündel besteht aus einer größeren Zahl von Strängen, die von einer besonderen Hülle umgeben sind. Untersucht man eine solche „Optikusfaser" genauer, so erweist sie sich im Methylenblau nicht etwa als einfach, sondern selbst wieder als aus dünnen Fasern, die in einer Zwischensubstanz eingebettet sind, bestehend. Die Zahl dieser letzteren ist nicht genau anzugeben. Bei *Simocephalus vetulus* glaube ich aber etwa fünf solche zählen zu können. Claus scheint ebenfalls etwas derartiges anzunehmen. Retzius hingegen findet mit Golgi-Imprägnierung einfache, aber relativ dicke Stränge. Dies wird uns aber gegenüber dem obigen, positiven Bilde, das die Fasern zeigt, nicht maßgebend erscheinen. Wie haben wir nun diese Gebilde aufzufassen: sind es Fasern, die zwar aus Fibrillen gebildet, doch immer je nur von einer Zelle sich ableiten oder sind es schon Komplexe solcher und haben wir sie demgemäß eher als Nerven zu bezeichnen? Ich möchte mich für letzteres entscheiden, obgleich ein zwingender Beweis schwer zu führen ist. Die Stränge sind nämlich, sobald sie den Augenbulbus erreicht haben, so stark von Pigment eingehüllt, daß ein Verfolgen im Totobild unmöglich wird, ein Verhalten, worüber auch Retzius klagt. Aber folgendes führt wohl schon zu einem Ziel. Miltz hat in seiner Polyphemidenarbeit gezeigt, daß zwischen den Ommatidien und den austretenden „Nervenbündeln" zahlenmäßige Übereinstimmung besteht. Auf seinen Abbildungen (T. III, 24) sieht man auch die Stränge aus feineren Fasern, etwa fünf zusammengesetzt. Daraus würde sich ergeben, daß zu jeder Retinulazelle — es sind deren fünf in einem Ommatidium enthalten — je eine solche Faser gehörte, so daß also jeder Faserstrang je einem Ommatidium entsprechen würde. Und ein gleiches wird wohl auch bei Daphniden gelten. Jede einzelne Faser begibt sich an die Retinulazelle, die bei Daphniden im Längsschnitt eine keulenförmige Gestalt besitzen. Im Innern derselben ist die Fibrille an Präparaten nach Bielschofsky noch ein Stück weit gegen das distale Ende zu verfolgen. Ich habe diese Neurofibrille sowohl bei *Simocephalus* als bei *Artemia* finden können. Hingegen blieb mir ihr Verhalten zum Rhabdomer unklar. Ein Auflösen der Fibrille in feinste, querverlaufende Fäserchen, die etwa einen Stiftchensaum oder dergleichen gebildet hätten, war nicht aufzu-

finden; doch dürfte daran vor allem die Ungunst des Objektes Schuld tragen, das wegen der Kleinheit der Elemente für cytologische Untersuchungen untauglich ist. Aus jeder Retinulazelle kommt also eine fibrillenführende Faser; diese legen sich ommatidienweise zusammen, umgeben sich mit einer gemeinsamen Hülle und bilden nun die „Optikusfaser", besser den „Ommatidiennerv", deren Gesamtheit den „Optikus" darstellen würde.

Der Ommatidiennerv (Optikusfaser) zieht proximalwärts, passiert hierbei die vordere Ganglienzellschicht des ersten optischen Ganglions und endet im Innern desselben durch Auflösung in Endfibrillen, ohne etwa irgendwo mit Ganglienzellen in direkte Verbindung zu treten (Taf. II, Fig. 1). Dies muß ich betonen, weil Samassa bei *Sida* „den größten Teil der Optikusfasern aus Ganglienzellen entspringen" läßt. Andrerseits sollen bei *Bythotrephes* wiederum Sehfasern das optische Ganglion durchsetzen und in die Sehkommissuren (Tractus opt.) eintreten. Demgegenüber finde ich gleich Retzius, daß die Sehfasern im ersten optischen Ganglion enden. Retzius sieht seine Stränge in einer eigentümliehen Verdickung aufhören, von der feinste Fäserchen ausstrahlen. Bei der Behandlung mit Methylenblau färbt sich meistens nur eine oder die andere der Sehzellenfasern; bevor sie in die eigentliche Punktsubstanz eintreten, zeigen sie meist eine kleine Knickung, in der Punktsubstanz aber selbst wird ihr Verlauf ein knäuelartiger, indem sie außerdem sehr kleine Fäserchen abzweigen lassen. Wenn jede Faser eines Stranges dies tut, so mag wohl bei Golgi-Behandlung das eigentümliche Bild bei Retzius sich durch Verklebung der auseinanderstehenden Fäserchen erklären. Bei *Moina* hat mir (Textfig. 2) übrigens auch Silberimprägnierung ein gleiches Verhalten gezeigt wie Methylenblau.

Fig. 2.



Erstes optisches Ganglion von *Moina* (Golgi-Präparat). Seitenansicht.

Die Endausbreitungen der Sehnervenfasern, die also aus einer Sinnesnervenzelle (Retinulazelle) kommen, stellen wohl den wichtig-

sten Teil für das Neuropil des ersten Ganglions. An seiner Bildung nehmen nun noch weiters auch die Ganglienzellen der Rinde teil. Diese Verhältnisse sind auch von Retzius in zutreffender Weise geschildert worden.

Die rindenbildenden Ganglienzellen sind unipolare Elemente mit großem Kern und geringer Protoplasmahülle. Im Methylenblaubilde erscheinen sie meist in eigentümlicher Weise gekörnt. Ihr Axon strebt in das Neuropil, um sich daselbst aufzusplittern. Hierbei gibt es solche Zellen (T. II, Fig. 1 l_1), deren Endausbreitung auf ein kleines Gebiet in der Nähe der Aufsplitterung einer Sehnervenfaser beschränkt bleibt. Die Endigung nimmt ungefähr dieselbe Form an, wie sie die Sehfasern selbst zeigen, mit denen sie ein inniges Geflecht eingehen. Diese Zellen liegen fast stets in der vorderen Zellenlage, so daß also auch ihre Axone dieselbe Richtung aufweisen wie die Sehfasern. Eine zweite Gruppe bilden solche Elemente, deren Axone mehr oder weniger normal zur eben angegebenen Richtung ausstrahlen (T. II, Fig. 1 l_2); die Fortsätze verästeln sich außerordentlich stark und ein solcher Fortsatz kann das ganze Ganglion einspannen. Diese eben charakterisierten Typen verlassen das erste Ganglion nicht. Gleiche Elemente finden wir auch bei dem paarigen Ganglion. Wir können sie als intraganglionäre Assoziationszellen betrachten.

Andere Ganglienzellen stellen die Fortsätze für die fortschreitende Bahn bei. Es handelt sich hierbei um mindestens zweierlei Arten. Eine vermittelt zwischen dem ersten Ganglion und je einem zweiten. Die Zellen sind wie die bisher (T. II, Fig. 1 g_1) besprochenen unipolar, der Axon teilt sich aber in zwei Hauptäste, die sich in die bezüglichen Ganglien verästeln. Diese Zellen können auch ihren proximalen Fortsatz über das zweite Ganglion hinaus bis in den Tractus opticus entsenden, so daß er fast schon im eigentlichen Gehirn endet. Zu diesen Schaltzellen ist noch ein bipolarer Typus (Taf. II, Fig. 1 *bi*) zu rechnen. Die Zellen liegen entweder im Bereich des zweiten Ganglions oder aber so weit proximalwärts vorgeschoben, daß sie schon fast dem Gehirn zuzurechnen sind. Von ihren Fortsätzen, die meist mehr oder weniger die Längsrichtung einhalten, durchzieht der distale entweder eines oder beide Ganglien, während der proximale den Tractus opticus passiert, oder aber, falls die Zellen schon zu stark dem Gehirne genähert liegen, gehört nunmehr der distale Fortsatz der fortschreitenden Bahn des Tractus opticus an, der proximale hingegen verläuft schon ganz innerhalb des eigentlichen Gehirnes. Diese bipolaren Elemente der

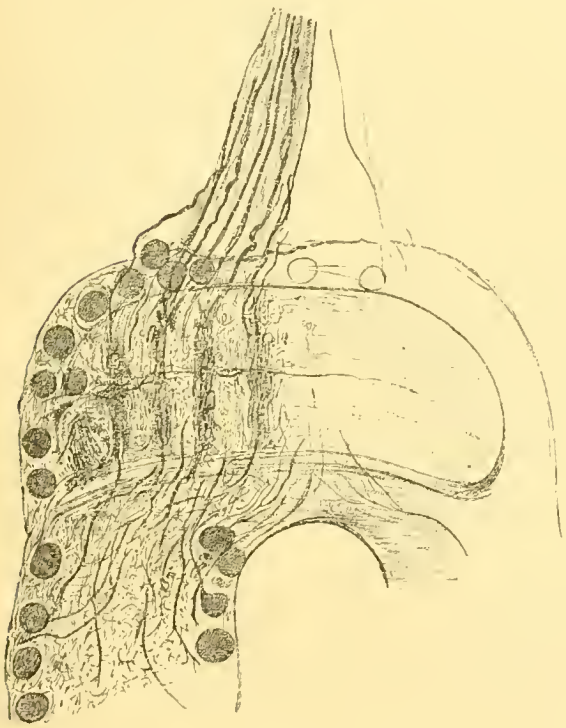
fortschreitenden optischen Bahn hat auch Berger in seinen Untersuchungen bei *Branchipus* deutlich zur Anschauung gebracht. Retzius sagt im Text, daß alle Zellen in den optischen Apparaten unipolar sind; gleichwohl finden wir die zuletzt besprochenen bipolaren Schaltzellen auf seinen Abbildungen (Fig. 2 und 3) mit großer Deutlichkeit dargestellt. Wenn sie sich aber auch in den Methylenblaupräparaten immer wieder zeigen, so müssen wir ihre Existenz als gesichert annehmen.

Wir haben bisher die einzelnen Elemente des optischen Apparates in ihrer Isolierung von einander dargelegt, wie es sich aus der angewandten Methode ergab. Aber das Nervensystem — vor allem das zentrale — ist nicht nur ein bloßer Haufen von Fasern und Zellen, sondern es sind die einzelnen Elemente nach ganz bestimmten Konstruktionsprinzipien zu bestimmten architektonischen Gebilden zusammengefügt. Um dies zu erkennen, bedienen wir uns etwa der Bielschofsky-Bilder. Wir betrachten einen Frontalschnitt durch das optische Ganglion von *Simocephalus vetulus* (Textfig. 3). Der Schnitt zeigt uns das erste Ganglion besonders an seiner vorderen Seite von Ganglienzellen eingesäumt; in seinem Inneren das Neuropil beansprucht schon an und für sich einen größeren Raum als die Zellenhülle. Aber was wichtiger ist, es zeigt eine bestimmte Gestalt. Die vordere Fläche ist konvex, die hintere schwach konkav, der Querdurchmesser ist größer als der in der Richtung vorn-hinten. Ein Sagittalschnitt zeigt uns ein ähnliches Bild — Höhendurchmesser größer als Längsdurchmesser. Denken wir uns das Ganze körperlich, so resultiert eine nur bezüglich der Medianebene symmetrische Form. Das Neuropil bildet also nicht nur einen formlosen „Ballen". Eine solche Gesetzmäßigkeit besteht aber nicht nur bezüglich der äußeren Form, sondern auch das Innere des Neuropils weist eine Differenzierung auf, was besagen will, daß die Fäserchen nicht einfach diffus durcheinander laufen, sondern offenbar in bestimmter Anordnung untereinander in Beziehung gesetzt sind, ob per contiguitatem oder continuitatem ist für uns hier gleichgültig. Daß derartige innere Differenzierungen des Neuropils bestehen, haben neben anderen besonders Viallanes und Remy in ihren Arbeiten deskriptiv gezeigt — meist an höheren Arthropoden. Mit besonderer Absicht aber hat hierauf Rádl in seinen Arbeiten hingewiesen und die gewonnenen Resultate zu einer „neuen Lehre vom zentralen Nervensystem" zu verarbeiten versucht. Er sieht in ihnen spezifische Strukturen, die ebenso wie das periphere Organ die Modalität des Reizes mitbestimmen. Die Anordnung der Zellen und Fasern ist nach diesem

Autor eine spezifische; diese Bauelemente haben nicht nur den Reiz zu leiten und zu summieren, sondern ebenso wie zur Photorezeption ein bestimmt gebautes Sinnesorgan mit dioptrischen Medien und Retina gehört, so müssen auch die zentralen Elemente in bestimmten Strukturen zusammengefaßt sein, die in einer anderen Sinnessphäre nicht vorkommen, sondern hier wiederum durch andersartige ersetzt sind.

Sind nun auch bei den Cladoceren im optischen Ganglion solche Strukturen vorhanden und worin bestehen sie? Ein Blick

Fig. 3.



Horizontalschnitt durch das erste optische Ganglion von *Simocephalus vetulus* (Bielschofsky). Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 4.

Neurommatidien im ersten Ganglion opticum von *Moina*.

auf einen Horizontalschnitt (Textfigur 3, 4) zeigt uns dunkle Säulchen, die radiär zur vorderen Fläche gestellt sind und sich bei ihrem Verlauf ins Innere des Ganglions schwach verjüngen, meist sieht man in ihnen eine dickere Faser, die sich durch ihren Verlauf als Sehfaser zu erkennen gibt. Mit starker Vergrößerung nur vermag man an günstigen Stellen zu erkennen, daß auch das dunkle Säulchen aus feinstem Fasergewirr besteht. Halten wir dies mit dem zusammen, was wir oben im Methylenblaubilde fanden, so werden wir wohl sagen können, daß es sich bei den erwähnten Säulchen um folgendes handelt: Eine Sehfaser tritt radial zur vorderen Kalotte des Sehganglions ein und verharrt auch im Ganglion in dieser Richtung; sie verästelt sich derart, daß die

Fäserchen auf einen kleinen Umkreis beschränkt bleiben. Hierzu treten die Fortsätze der erst erwähnten unipolaren Zellen und so bildet sich das dichte Fasergewirr des „Säulchens". Wahrscheinlich ist es nicht nur der Endigungsbereich einer Faser, sondern eines Faserbündels (Ommatidiennerv), wodurch auch das Bild bei Retzius erklärlich wird: die kolbenförmige Verdickung am Ende seiner Faserbündel ist nichts anderes als das gleichmäßig imprägnierte distale Ende unseres Säulchens. Auch bemüht sich Rádl bei den von ihm untersuchten Formen die zahlenmäßige Übereinstimmung zwischen Ommatidien und Säulchen aufzuweisen, wodurch sich gleichsam die Retina im Ganglion widerspiegeln würde. Diese Säulchen finden sich, wie gesagt, überall im Ganglion des komplexen Arthropodenauges. Daß sie auch bei Cladoceren vorhanden sind, haben wir jetzt gesehen. Es ist uns aber auch gelungen, den wahrscheinlichen Aufbau dieser Gebilde aufzuzeigen. In spezieller Weise hat sich Viallanes mit diesen Fasersäulchen in einer Arbeit über die optischen Ganglien der Languste beschäftigt. Er nimmt wie auch andere Autoren an, daß die Sehfasern die „Neurommatidien" — so nennt er die besprochenen Strukturen — durchsetzen. Nach Analogie unserer Befunde bei Cladoceren möchten wir aber annehmen, daß auch bei höheren Krebsen die prinzipiellen Verhältnisse die gleichen sind wie bei den niederen. Hierfür können wir auch Parker anführen, der ebenfalls angibt, das das Retinulaneuron im ersten optischen Ganglion aufhört.

Um es noch einmal zu wiederholen: wir glauben, daß im ersten optischen Ganglion die Neurommatidien spezifische Strukturen darstellen und daß diese aus der Endausbreitung des Ommatidiennerven bestehen, zu der sich die distale Verästelung der fortschreitenden Bahn gesellt. Nebstdem senden die vorhandenen unipolaren Zellen Fortsätze herbei.

Das zweite Ganglion bei den Cladoceren weist schon nicht mehr die Differenzierung wie das erste auf. Es bildet nur einen rundlichen Ballen, in dem eine besondere Struktur nicht auffindbar ist. Von dem ersten Ganglion erscheint es durch eine lichte Linie getrennt. Diese findet sich auch in den Zeichnungen Samassas zwischen seiner oberen und unteren Schicht im Ganglion von *Sida* und *Polyphemus* und heißt bei ihm die mittlere Schicht; daraus schließe ich, daß bei diesen Cladoceren das zweite Ganglion durch Verschmelzung unpaar geworden ist; um so mehr als auch der Tractus opticus (Commiss. opt. nach Samassa) aus der unteren Schicht austritt.

Vergleicht man den geschilderten Apparat mit den optischen Zentren der höheren Arthropoden, so fällt vor allem ins Auge, daß bei diesen zugleich mit der Vervollkommnung des peripheren Sinnesapparates eine größere Komplikation der zugehörigen Zentren zustande kommt. Wir zählen bei den höheren Krebsen drei wohlunterscheidbare Ganglien, die durch Faserzüge verbunden erscheinen. Diese fortschreitenden Bahnen verlaufen in deutlichen (unilateralen) Chiasmen. Dem gegenüber sind die Verhältnisse der Cladoceren einfache zu nennen. Vergleichen wir sie aber mit den diesbezüglichen der Euphyllopoden, so kann es keinen Zweifel geben, daß das Auge der Cladoceren nicht etwa als primär aufzufassen ist, sondern daß seine relative Einfachheit als ein regressives Merkmal zu buchen ist. Ebenso steht es mit den zugehörigen Ganglien. Auch bei den Euphyllopoden sind nur zwei Ganglien zu verzeichnen. Aber hier zeigt auch das zweite Ganglion noch eine höhere Ausbildung. Charakteristisch ist, daß auch hier das Chiasma der Fasern fehlt.

Rádl hat in seinem Buch auch darauf aufmerksam gemacht, daß die optischen Ganglien in sich asymmetrisch gebaut sind. Bei unserem Objekt heben wir aber hervor, daß das erste Ganglion bezüglich der Mediane symmetrisch sei: Dies hängt offenbar damit zusammen, daß hier eben zwei Ganglien verschmolzen sind entsprechend der Vereinigung der beiden Augenanlagen. Es müßte nun ganz interessant sein zu untersuchen, wie sich die optischen Ganglien von *Eurycercus* in bezug auf diesen Punkt verhalten, wo zwar das Auge einfach, der zentrale Apparat aber noch paarig auftritt. Mein Material reichte leider hierzu nicht aus.

Wenn bei den höheren Krebsen meist mehr als zwei, nämlich drei optische Ganglien auftreten, so fragt es sich noch, wie die Homologie bei den Cladoceren diesbezüglich liegt. Wir glauben, daß die ersten Ganglien untereinander zu vergleichen sind, weil in ihnen vor allem die Neurommatidien sich finden, so daß also das proximale Ganglion der höheren Formen bei den Phyllopoden vermißt würde. Hierbei ist noch zu bemerken, daß man vielfach vier Ganglien optischer Natur bei den höheren Krebsen anführt. Die drei distalen zeigen untereinander einen gewissen ähnlichen Aufbau, hingegen das vierte, proximalst gelegene, weicht nach den Angaben Parkers stark von den übrigen ab; ich schließe mich in dieser Frage der Entscheidung an, die Viallanes fällt, daß nur drei eigentliche optische Ganglien vorhanden sind und daß das vierte Ganglion nur ein aus dem Gehirn in den Augenstiel verlagerter

Teil ist, der vielleicht im Gehirn der Insekten den sogenannten „gestielten Körpern" (pilzhutförmigen Körpern) entspricht.

Eine zweite Frage noch von allgemeinem Interesse bezüglich optischer Ganglien ist die: sind diese Gebilde als peripher oder zentral zu betrachten? Dies ist schwierig zu beantworten, da diese Begriffe durchaus nicht so klar voneinander getrennt sind. Das Wort „peripher" nimmt vor allem Rücksicht auf die Lage des fraglichen Gebildes. Vom physiologischen Gesichtspunkt aus verbindet man damit meist die Fähigkeit der einfachen Reizleitung ohne vorherige „Verarbeitung". Als rein peripher werden wir also demgemäß die Sehfaserbündel betrachten können. Aber die Ganglien mit ihrer komplizierten Struktur werden sicherlich hemmend oder fördernd, vielleicht auch qualitativ verändernd eingreifen können, also kurz schon „zentrale" Funktionen ausüben. Vielleicht kann auch die Ontogenie neben der Deutung des histologischen Bildes herangezogen werden. Während die älteren Angaben meistens dahin lauteten, daß Auge und Ganglien sich aus einer ektodermalen Einstülpung ableiten und dann erst später mit dem zentralen Teile Zusammenhang gewinnen, gibt Th. Moroff in seiner Arbeit über das Auge der Crustaceen an, daß bei *Artemia* sowohl als auch bei höheren Krebsen *(Palaemon)* die optischen Ganglien vom Hirne abstammen, Differenzierungen desselben sind. Mit diesen Angaben würden also auch unsere obigen Angaben stimmen. Es ist wieder besonders Rádl, der in seinem öfters genannten Buch für diese Auffassung eintritt, wobei ihm auch noch einige allgemeine Betrachtungen leiteten, auf die hier nicht einzugehen ist.

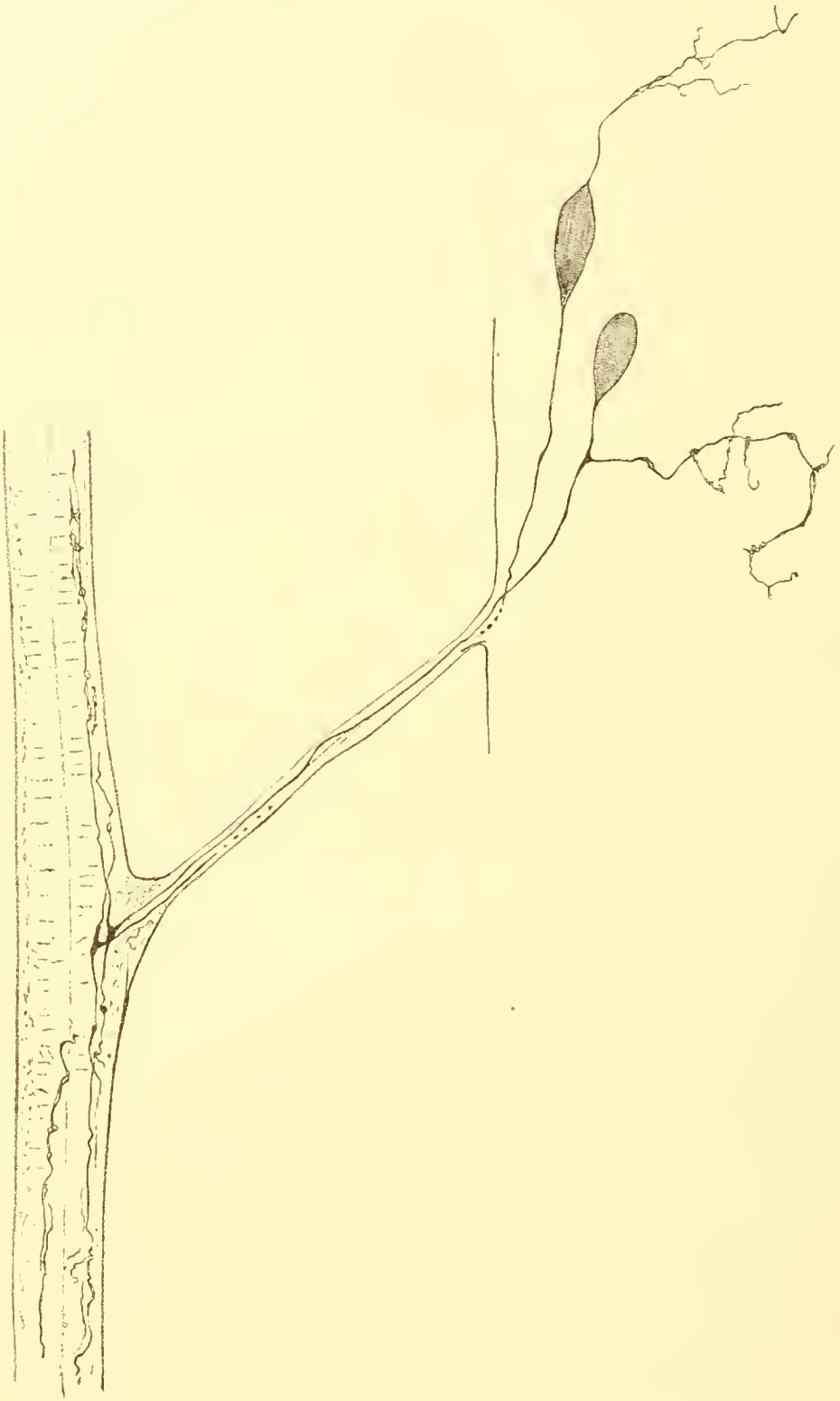
In einer soeben erschienenen Arbeit über Bewegungen der Daphniden tritt auch Woltereck dafür ein, daß die optischen Ganglien nicht nur Durchgangsstation für die optischen Impulse sind, sondern daß hier sogar eine Überleitung auf eine motorische Bahn stattfinden kann. Er gibt nämlich an, daß bei *Hyalodaphnia* die Nerven zu den Augenmuskeln vom zweiten optischen Ganglion abgehen, in dem er ein wichtiges Zentrum für die Richtunggebung der Lokomotion vermutet. Bei *Daphnia* allerdings, werden wir gleich sehen, gehen die Oculomotorii vom Gehirn selbst ab.

Innervation der Augenmuskeln. Wir gehen nun zur näheren Darstellung des eigentlichen Gehirnes über und beginnen mit einem Teil, der sich an die optischen Bahnen topographisch und offenbar auch funktionell eng anschließt: die Innervation der Augenmuskeln. Das Auge der Daphniden ruht in einem Hohlraum, der Augenkammer, die nach den Untersuchungen Grobbens an

Moina durch eine Einstülpung entsteht, wodurch das Auge ins Innere verlegt wird. Bei *Limnadia* ist z. B. diese Kammer noch nach außen offen. Das Auge hat aber hierdurch seine Beweglichkeit nicht ganz eingebüßt, denn es vermag noch Rollbewegungen auszuführen, die jedem Beobachter bekannt sind. Für diese Bewegungen sind jederseits drei Muskeln angebracht, die an der Augenkapsel — im Profil gesehen — unten, in der Mitte und oben inserieren, nach rückwärts konvergieren und in der Gegend der „Leberhörnchen" ihren Stützpunkt finden. Jeder dieser quergestreiften Muskeln besteht wiederum aus zwei Portionen, die man als Fasern anzusprechen hat, da sich in jedem je ein Kern, ungefähr in der Mitte des Muskels gelegen, von reichlich Sarkoplasma umgeben, nachweisen läßt.

Wie werden nun diese Apparate innerviert? Leydig gibt schon auf seinen Zeichnungen den Oculomotorius an als ganz feine Fädchen, die sich vom Gehirn zu den Muskeln begeben. Auch Claus findet sie wieder, Samassa gibt sie z. B. bei *Polyphemus* an; aber bei Cunnington scheinen sie in den Schnitten verloren gegangen zu sein. Keiner der Autoren vermag aber über Ursprung oder gar Endigung etwas zu sagen. Hier hilft die Vitalmethode weiter. In der dorsalen Decke des Gehirnes finden sich rechts und links einige große Zellelemente (Taf. I, Fig. 1, 2, O_1), die ich mit ihren Fortsätzen verfolgen konnte. Die Zelle ist unipolar und entsendet einen sehr starken Axon, der zahlreiche feine Verästelungen in den dorsolateralen Neuropilballen entläßt. Der Axon zeigt auch ein stark variierendes Kaliber, so daß er sich etwa wie eine knorrige Wurzel ausnimmt. Ein Ast zweigt ab und durchsetzt die Mitte des Gehirnes, dabei sich aber immer dorsal haltend. Im Neuropil der anderen Seite angelangt, zersplittert er in äußerst zahlreiche Endreiserchen, die sich fast durch den ganzen Ballen erstrecken. Der Hauptast des Axons aber verläßt das Gehirn und begibt sich durch den „Oculomotorius" zum Muskel (Textfig. 5). Er erreicht ihn an der Stelle, wo gewöhnlich der Kern im Sarkoplasma eine kleine Hervorwölbung bedingt. Der Axon, den Nerven verlassend, legt sich an die Muskelfaser unter dichotomischer Teilung an. Diese Teilungsstelle erscheint mitunter ein wenig verdickt; um eine Art Endplatte kann es sich hierbei aber nicht handeln, da wir die beiden Äste nunmehr nach entgegengesetzten Richtungen über den Muskel verlaufen sehen. Zahlreiche Varikositäten bedecken sie meist und es gelingt auch, feine Abzweigungen wahrzunehmen, die den Muskel ganz zu überspinnen scheinen. Von besonderen End-

apparaten ist durchaus nichts aufzufinden. V. Dogiel gibt bei den Pantopoden an, daß der motorische Nerv über dem Kern der Muskelfaser in einen Kegel übergeht, in dem Fibrillen auseinandertreten.



Ursprung und Endigung des Oculomotorius.

Fig. 5.

Er vergleicht dies dem Doyèreschen Hügel der Insekten. Vielleicht lag ihm etwas ähnliches vor, das wir oben nur als Teilung der Faser beschrieben haben.

Im Oculomotorius habe ich meist nur eine Faser beobachten können; in günstigen Fällen waren deren deutlich zwei vorhanden. Ich glaube nicht, daß sich noch mehr Elemente an der Innervation in unserem Falle beteiligen. Ich hebe dies deshalb hervor, weil von mehreren Autoren gezeigt wurde, daß die Muskeln der höheren Arthropoden (Schere) von zwei nebeneinanderlaufenden Nervenfasern versorgt werden können, die dann auch wahrscheinlich verschiedene Funktionen haben. Die motorischen Zellen haben nicht immer die oben geschilderte unipolare Form. Die Zellen hatten ausgesprochen bipolare Gestalt (Taf. I, Fig. 1. 2, o_2 und Textfig. 5). Der vordere Axon zieht im Gehirn vorwärts und verläßt es dicht vor dem Eintreten des Tractus opticus, um zum Muskel aufzusteigen. Der hintere Fortsatz zeigt die reiche Verästelung, ohne aber wie bei oben geschilderter unipolarer Zelle in das Neuropil der anderen Seite überzukreuzen. Offenbar handelt es sich hier um zwei Typen von Neuronen; denn nicht nur ihre Form, sondern auch ihr Einzugsgebiet, um mich so auszudrücken, ist verschieden. Wie ein Blick auf die Abbildung zeigt, ist die ungekürzte Ausbreitung der unipolaren Zelle in nächster Nähe der optischen Bahn gelegen, während der hintere Fortsatz des bipolaren Typus in ein Gebiet reicht, in das Fasern aus der zweiten Antenne einstrahlen. Ich glaube nun, daß immer mindestens zwei Zellen, je eine der beiden Typen, sich an der Innervierung eines Muskels beteiligen.

Mangold hat beim Flußkrebs und auch bei anderen höheren Arthropoden nicht nur die Doppelinnervation untersucht, auf die schon Biedermann bei seinen physiologischen Untersuchungen der Scherenmuskeln hingewiesen hatte, sondern hat auch die Endigungsweise der Nervenfasern am Muskel genauer beachtet. Die beiden vergesellschafteten Fasern treten an eine kleine Vorwölbung der Muskelfaser heran und teilen sich hernach beide dichotomisch, ganz wie wir oben vom Augenmuskel beschrieben haben. Eine derartige Verzweigung nennt Mangold eine diplotomische. Ferner diskutiert der Autor besonders die Frage, wo die nervösen Elemente im Muskel enden. In unserem Falle läßt sich folgendes leicht konstatieren. Der Muskel besteht aus der Fibrillenschicht, die von einem ziemlich dicken Sarkoplasmamantel umgeben ist, der nun auch seinerseits nach außen von einem zarten Sarkolemm abgegrenzt wird. An der Ansatzstelle des Nerven gehen Neurilemm und Sarkolemm ineinander über, in dem darunter liegenden Sarkoplasma kommt es zur diplotomischen Teilung der Nervenfasern. Die Äste und Ästchen dieser ziehen nun, wie man mitunter bei glücklicher

Lage des Objektes ganz deutlich sehen kann, in der Sarkoplasmaschicht weiter, um auch in dieser — soweit das Methylenblaubild dies zu sagen erlaubt — zu enden, ohne Bildung besonderer Endapparate oder Eindringen in die fibrilläre Substanz. Da Mangold gleichfalls mit Methylenblau seine Untersuchungen anstellte und in der großen Zahl seiner Präparate immer wieder dasselbe fand, daß die Nervenfasern in der Sarkoplasmaschicht sich verloren, so glaubt er hierin auch ihre wirkliche Endigung annehmen zu können.

Hinsichtlich der physiologischen Seite der Doppelinnervation hat man angenommen — wie schon oben angedeutet —, daß den beiden Fasern eine Art antagonistische Wirksamkeit zukomme, wie Beschleunigung und Verzögerung oder Kontraktion und Dilatation. Da aber alle diese Prozesse auch sonst überall beobachtet sind ohne Doppelinnervation, so wird man noch genauere Gründe vorbringen müssen, um ein verschiedenes Verhalten der beiden Fasern wahrscheinlich zu machen. Es war nun geglückt, bei höheren Formen die beiden Fasern rückwärts zu verfolgen und hierbei erkannte man, daß sie in getrennten Nerven zum Zentrum verlaufen. Bei *Daphnia* war nun das Verfolgen bis in das Gehirn leichter und wir konnten wahrscheinlich machen, daß zu den beiden Fasern auch Zellen verschiedener Typen gehören.

Der Umstand, daß die zweite Zelltype, die einen Axon in den Augennerven sendet, bipolar ist, könnte vielleicht auch so gedeutet werden, daß wir es in ihr mit einem sensiblen Element zu tun haben. Physiologische Erwägungen, die sich auf die Funktion der Augenmuskel für die Regulation der gesamten Körperbewegung beziehen, könnten diese Annahme noch unterstützen. Es würde in diesem Falle die zweite, bipolare Type eine Art Muskelempfindlichkeit zu vermitteln haben, oder besser, es würden die Spannungsverhältnisse, in die der Muskel durch die unipolare Zelle versetzt wird, wieder rückläufig dem Zentrum übermittelt, um nun so auf die Bewegungszentren der zweiten Antenne einzuwirken. An etwas derartiges scheint auch vor allem Woltereck zu denken, wie schon vor ihm Rádl und auch Ewald.

Dieser Annahme, daß bei der Doppelinnervation nur eine Faser motorisch, die andere sensibel sei, stehen aber einige gewichtige Gründe gegenüber. Einmal war in der Endigungsweise der beiden Fasern kein Unterschied zu finden. Dann aber ist vor allem die Lage der bipolaren Zelle im Zentralorgan gegenüber dem sonstigen Verhalten bei wirbellosen Tieren zu abweichend. Hierzu kommt noch, daß ich ganz gleich gebaute bipolare Elemente

im motorischen Ganglion der zweiten Antenne auffinden konnte. In den Muskeln dieser fand ich — bis jetzt wenigstens — keine Doppelinnervation. Wir müßten höchstens für die zweite Antenne und dies dann auch für alle Extremitäten eine zweifache Sensibilität annehmen; eine solche, die in der Haut und deren Derivaten ihren Sitz hat und meist durch typische periphere Sinnesnervenzellen vermittelt wird und zweitens eine Muskelempfindlichkeit, die durch bipolare Zellen vermittelt würde, welche im Zentrum selbst mit den motorischen Zellen beisammen liegen und deren rezeptorischer Axon entweder mit der korrespondierenden motorischen Faser vergesellschaftet verläuft: Doppelinnervation oder getrennte Wege geht, wie in den übrigen Fällen.

Fassen wir kurz das Gesagte zusammen, so können wir sagen: Rechts und links in den vorderen dorsolateralen Ecken des Gehirnes finden sich bei *Daphnia* die Kerne der Augenmuskelnerven. Diese Zentren bestehen aus unipolaren und motorischen Zellen und aus bipolaren Elementen unbestimmter Funktion. Die Innervation der Muskeln erfolgt in Form von Doppelinnervation mit diplotomischer Teilung. Besondere Endapparate fehlen.

Scheitelsinnesorgan, Frontalorgan und Medianauge.

Im weiteren wollen wir an die Schilderung eines Sinnesorganes gehen, das seinen zentralen Sitz im ventrolateralen Neuropil *(NI)* hat: das Scheitelsinnesorgan oder laterale Frontalorgan. Bei Cunnington und Fischel finden wir den Namen „Tegumentarius" für den Nerven dieses Organs. Dieser ist aber schon vergeben; denn so heißt ein zarter Nerv am Hirn der Dekapoden, der den Interorbitalraum am dorsalen Cephalothorax innerviert. Oder wollte man damit eine Homologie andeuten? Das wäre ganz gefehlt, da sowohl Ursprung als auch sonstiges Verhalten der beiden Nerven ganz verschieden sind.

Die beste Schilderung, soweit sie sich ohne besondere Methoden geben läßt, verdanken wir Leydig und Claus. Bei *Daphnia,* aber auch bei *Simocephalus* und *Moina* findet sich jederseits an der vorderen unteren Ecke der Seitenteile des Gehirnes eine kleine mediale Auftreibung, aus der ein dicker Nerv hervorkommt. Derselbe nimmt dorsale Richtung, geht seitlich am Augenganglion vorbei, um sich gegen den Fornix zu wenden (Textfig. 6.)

Auf seinem Wege dahin hat er sich schon mehrfach gespalten, in verschiedener Weise bei den einzelnen Arten. Einige Äste gehen nach rückwärts bis zu den Lebersäckchen, andere wieder nach vorn

bis über das Auge. Jede dieser Fasern führt schließlich in eine große kolbenförmige Zelle. Diese Zellen liegen in Gruppen mindestens zu zwei beisammen und enthalten eigentümliche, stark lichtbrechende Körper zwischen sich. Leydig hat sie zuerst als ringförmig beschrieben und sie nur bei einigen Spezies deutlich gefunden. Claus vermag sie auch bei anderen noch nachzuweisen, führt auch ovale Formen bei *D. pulex* an und hält sie offenbar für allgemein bei allen Cladoceren, bei denen dieses Organ vorkommt. Cunnington berichtet nichts besonderes. Fischel hingegen sagt, daß das Zentrum dieses Sinnesorganes „im vordersten dorsalen Abschnitte des Gehirnes" liegt, „so weit es sich wenigstens mit dem Alizarin sichtbar machen läßt". Dies muß ein Irrtum sein. Denn tatsächlich kommt der Nerv des Organes stets von der vorderen ventralen Ecke in unmittelbarer Nähe des Medianauges vom Hirn, so wie es die älteren Autoren richtig angegeben haben.

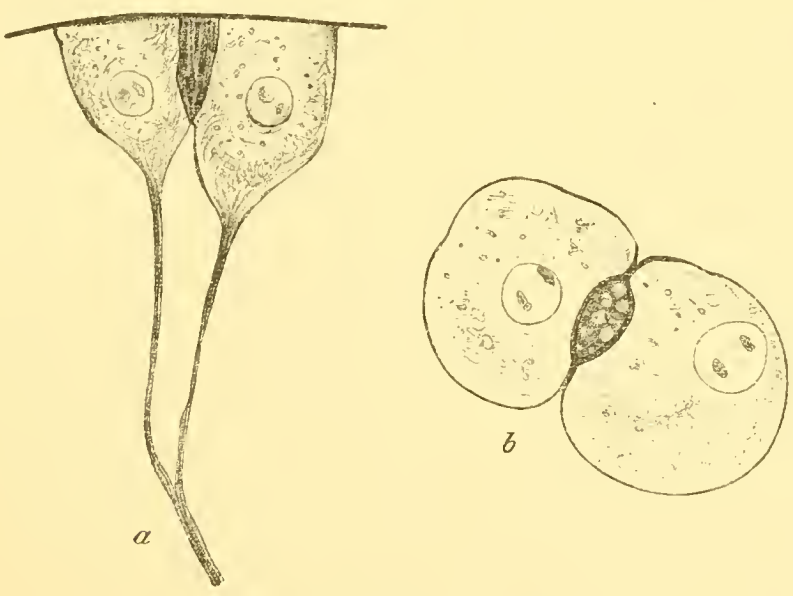
Fig. 6.

Laterales Frontalorgan von *Simocephalus*. (Alizarinfärbung.)

Mit Alizarin färben sich auch Granula am Ursprung des Nerven. Fischel sieht sie für eine Andeutung der „zentralen Ganglienzellengruppe" an, aus der der Nerv hervorgeht, um in das „Endorgan" zu gehen. „So liegt hier eine Färbung fast des ganzen Neurons vor." Das letzte ist allerdings richtig, nur daß das Neuron umgekehrt zu orientieren ist. Die Methylenblaumethode ergibt nämlich, daß die birnförmigen Zellen unipolare Ganglienzellen sind, deren Fortsätze zentralwärts sich zum „Nerv" zusammenlegen. Im Gehirn aber, in der ventrolateralen Masse *(NI)* liegt die Endausbreitung in Form von ganz kurzen, dicht ineinander gewobenen Terminalen. Wie schon hieraus ersichtlich, gehen die Fortsätze nirgends mehr eine Verbindung mit „zentralen Zellen" ein. Dennoch sind auch letztere vorhanden, aber nicht als Ursprungszellen des Neurons, sondern als Lokalzellen oder, wie wir auch sagen, als intraganglionäre Assoziationszellen. Es liegen nämlich im Methylenblaubild (Taf. II, Fig. 2) eine große Anzahl kleiner Ganglienzellen rings um

die Außenseite des Neuropilkernes, die ihren einzigen Axon in das Innere desselben entsenden. Bei RETZIUS findet sich über diesen Nerven nur eine kurze Notiz. In Fig. 5 bildet er zwei unipolare Zellen ab, die etwa in der Gegend der Leberschläuche liegen. Ihre Axone ziehen ins Gehirn: der eine an die Stelle, von der der Nerv des Scheitelsinnesorganes ausgeht, der andere aber findet sich so weit dorsal, daß wohl ein Beobachtungsfehler vorliegen dürfte. RETZIUS findet das Verhalten des Organs mysteriös. Vielleicht gelingt es uns, trotzdem dasselbe ein wenig dem Verständnis näher zu bringen.

Fig. 7.



Zellenpaar des lateralen Frontalorganes.
a im Profil, *b* in Aufsicht von oben.

Wir betrachten den Bau der birnförmigen Zellen. Mit ihrer flachen Seite liegen sie der Hypodermis direkt an, während ihre entgegengesetzte Seite in die Nervenfaser ausläuft (Textfig. 7 *a*).

Jede Zelle enthält in ihrem körneligen Plasma einen großen Kern, der als Bläschen erscheint. Es liegen mindestens zwei derartige Zellen mit ihrer dickeren Partie aneinander und schließen nun zwischen sich einen stark lichtbrechenden Körper ein. In der Aufsicht ergeben die Zellen etwa Bilder von Kreisen, die sich überschneiden (Textfig. 7 *b*). Das gemeinsame Segment wird von dem glänzenden Körper gebildet. Manchmal können aber bis zu vier Zellen sich an einer Gruppe beteiligen. Der Binnenkörper selbst ist nicht einfach homogen, sondern zeigt hie und da zarte Einkerbungen, denen auch eine Zusammensetzung aus mehreren Stücken zu entsprechen scheint. Manchmal trat dies deutlicher hervor,

manchmal schien es wieder ganz verwischt zu sein. Mit Methylenblau färbten sich die Zellen intensiv blau, meist wenn die Färbung der übrigen nervösen Elemente schon zu erblassen begann. Der spezifische Körper blieb ganz ungefärbt, wodurch sich seine Form stark abhob. Mit Alizarin hingegen ließ sich gerade der Körper besonders stark tingieren, die Zellen nahmen aber diesen Farbstoff gleichfalls stark auf; doch erschien der Körper mitunter ganz schwarz, und wenn nach Wochen in Glyzerinpräparaten die Zellen schon fast farblos geworden waren, so hatte er noch immer seinen dunklen Ton. In der Seitenansicht erkennt man, daß der glänzende Körper sich etwa nur über die Hälfte der Zellen erstreckt, die dann unter ihm auseinanderweichen.

Fischel vermochte bei seinen Versuchen noch folgende interessante Beobachtung zu machen. In den Zellen, die er als becherförmig bezeichnet, fand er einen „mit Alizarin violett (bei intensiver Färbung schwarz) gefärbten Körper“ von unbestimmter Bedeutung. Außerdem ließen sich an der Oberfläche feinste Linien darstellen, die er für die „Endausbreitung des Sinnesnerven“ hält. Mit Nilblausulfat tingiert, „weisen diese Zellen Granula auf, die offenbar jenes mit Alizarin sich tief färbende Inhaltsgebilde ringförmig umgeben“. Ich erhielt nun auch derartige Punkte, die sich mit Methylenblau färbten und die mehr oder weniger ringförmig den von mir oben geschilderten Körper umgaben, der aber zwischen den Zellen lag, und dementsprechend schlossen sich die Punkte nicht in einer Zelle, sondern erst in zweien oder mehreren zum Kreis. In der Faser, die von der Zelle ausgeht, ließen sich auch mit Methylenblau feinste Fibrillen darstellen und ich konnte diese zu den oben genannten Punkten verfolgen (Tafel I, Fig. 4). Aber dieses Bild erhielt ich leider nur zweimal. Einmal in der geschilderten Weise bei *Daphnia pulex* in einem Methylenblaubild; das andere Mal fand ich ein gleiches Verhalten bei *Moina*. Das Objekt war nach Golgi imprägniert. In den Zellen traten eine größere Anzahl feiner Fibrillen auf, die nach der einen Seite divergierten, um mit kleinen Knöpfchen zu enden, nach der anderen Seite zusammenliefen und in den zentripetalen Zellfortsatz eintraten. Fischel hatte *D. magna* vornehmlich untersucht. Bei *Simocephalus*, wo ich den lichtbrechenden Körper zwischen den Zellen nicht fand oder nicht beachtete, zog ein kleiner Ast des Nerven nach rückwärts, um in einem kleinen becherförmigen Gebilde zu enden.

Ein scheinbar besonderes Organ findet man bei *Eurycercus lamellatus*. Leydig beschreibt daselbst einen starken Nerv, der von

dem vorderen Teile des Gehirnes ausgeht und sich mehr an die Seiten des Kopfes hinbegibt, um daselbst in einem Aggregat von großen Zellen mit spezifischen Körpern zu enden. Mir fehlte es an Material, diesen Dingen nachzugehen. Wieder anders tritt uns das Organ bei *Sida* entgegen. Daselbst findet es sich weiter nach rückwärts verschoben bis in die Gegend des Ursprungs der zweiten Antenne. Beiderseits sieht man hier die Reihe großer Zellen, zwischen denen sich wieder die lichtbrechenden Körper abheben. Wie man sieht, kann das Organ mannigfache Variationen eingehen. Noch sonderbarer werden uns aber die Homologa unseres Organs bei den Euphyllopoden anmuten. Doch bevor wir zu dieser Vergleichung übergehen, müssen wir noch ein zweites Organ betrachten, das sogenannte „Frontalorgan“ oder genauer das mediale Frontalorgan.

Am besten studieren wir dieses bei *Simocephalus* (Taf. II, Fig. 3). Mit Alizarin, aber noch besser mit Methylenblau läßt es sich leicht sichtbar machen. Ganz in der Höhe der Stelle, wo der Nerv des Scheitelsinnesorganes seine zentrale Endigung findet, nämlich direkt von der Spitze, in die das Hirn nach vorn unten ausgeht, zieht sich beiderseits ein dünner Nervenfaden weiter, verläuft unter dem Auge nach vorn und geht vor demselben in eine große birnförmige Zelle, die sich genau wie die des früher geschilderten Organs mit ihrer breiten Fläche an die Hypodermis anlehnt. Sie zeigt so ganz die Form und färberischen Eigenschaften wie die Zellen des lateralen Frontalorgans, daß man sie ohne weiters zu diesem zählen würde, wäre nicht die separate Verbindung mit dem Gehirn. Doch müssen wir noch über die zentrale Endigung berichten. Nach dem ganzen läßt sich leicht erraten, daß sie ebenfalls in einer zentralen Aufsplitterung des Axons bestehen wird. Diese findet zum Teil in das ventrolaterale Neuropil *(NI)* des Scheitelsinnesorganes hinein statt, ein Teil des Axons zieht aber unter mehreren Windungen weiter, um erst in dem zentralen Neuropil zu enden. Genauer konnte ich dieses bei *Daphnia pulex* aus der Triester Umgebung untersuchen. An dieser Form vermißte ich im ungefärbten Präparat das Frontalorgan in der Ausbildungsweise, wie es Claus bei *D. similis* so deutlich einzeichnet, als einen nach vorn ziehenden Nervenfaden, der in einer größeren, kernführenden Anschwellung dicht unter der Hypodermis endet. Die Fasern, die ich bei *D. pulex* an dieser Stelle fand und die sich an die Hypodermis begaben, waren sicherlich nur Stützfasern, wie sie auch sonst von verschiedenen Teilen des Gehirnes abgehen und etwa Nerven vor-

täuschen können. Dafür fand ich je rechts und links vom Medianauge eine große Zelle, die ihr Axon in das ventrolaterale Neuropil *(NI)* sandte, dieses aber nach Abgabe von Ästen verließ, um erst weiter rückwärts im zentralen Ballen *(NII)* zu enden (Taf. I, Fig. 1 *fr.*). Diese Zelle lag manchmal weiter ab vom Gehirn, in manchen Fällen schien sie direkt in dessen Ganglienzellenbelag zu gehören. Ihre Lage, Größe und Form und auch daß sich in ihr das Methylenblau in vielen Körnchen und Pünktchen festhielt, spricht dafür, daß sie das Äquivalent des Frontalorganes sei, offenbar schon in reduziertem Zustande.

Claus freilich gibt eine andere Schilderung. Wie schon erwähnt, sieht er die Frontalnerven vom „vorderen Lappen" des Medianauges abgehen. Daselbst seien aber zwei Kerne eingelagert. Doch scheint er anzunehmen, daß diese mit dem Frontalnerv nichts zu tun haben; denn er spricht von einer Aneinanderlagerung der Bahnen für Frontalorgan und Medianauge, und verweist diesbezüglich auf *Simocephalus,* wo diese Nerven getrennt vom Medianauge entspringen. Fischel sagt, daß er mit Farbstoffen die Frontalnerven bei den verschiedenen Spezies von *Daphnia* nicht habe darstellen können. Aber in der Umgebung des Augenflecks nahmen Ganglienzellen Granula an. Diese Zellen seien als die Ursprungszellen des Frontalorgans zu betrachten.

Der Autor glaubt also, daß es nur dem Ausbleiben der Färbung zuzuschreiben ist, daß er die Frontalnerven nicht so beobachtete, wie es Claus in seiner Daphnidenarbeit abbildet. Ich vermute, daß bei seinen *Daphnia*-Arten das Frontalorgan in ähnlich reduziertem Zustande vorhanden sei, wie ich oben von der *Daphnia* aus der Umgebung von Triest beschrieben habe. Aus der gleichen Schilderung wie auch aus den Verhältnissen bei *Simocephalus* ergibt sich weiter, daß man irgendwelche Zellen in der Umgebung des Pigmentflecks nicht als Ursprungszellen der Frontalnerven deuten darf; im Gegenteil, die Zellen, zu denen sie gehören, sind die großen Elemente, die an der Peripherie liegen. Im Gehirn in der Nähe des Medianauges findet dafür die erste Aufsplitterung der zentripetalen Axone statt. Die Zellen aber, von denen Fischel spricht, gehören tatsächlich zum Apparat des Medianauges selbst.

Wir haben bisher zwei Sinnesorgane beschrieben, die ihr Zentrum im vorderen ventralen Teile des Gehirnes haben. Zu diesen gesellt sich nun noch ein drittes, das Median- oder auch Nebenauge.

Diesem Organ hat bekanntlich Claus eine besondere Monographie gewidmet, die für die Auffassung des Medianauges grund-

legend geworden ist. Auf vergleichender Basis gewinnt dieses Organ ein großes phylogenetisches Interesse. Wir betrachten es vorerst nur von unserem engeren Gesichtspunkte bezüglich der Cladoceren. Bei *Daphnia pulex,* die ich untersuchte, fand ich den Pigmentfleck von einem hellen Hof umgeben, der sich in drei Teile gliederte, einen vorderen median gelegenen und zwei seitlich rechts und links. Es sind dies die „Retinazellen". Von jedem dieser drei „Lappen" führt eine nervöse Brücke zum Gehirn, die sogenannten Nerven (Tafel I, Fig. 3); sie verdienen aber diese Bezeichnung nicht, denn man vermag ohne weiters auch schon ohne Färbung in denselben liegende Ganglienzellen nachzuweisen. Die Retinazellen sind lange unipolare Zellen, die einerseits an den Pigmentfleck stoßen, auf der anderen Seite sich verjüngen und in eine Nervenfaser auslaufen, die durch die oben erwähnte Brücke hindurch bis in das Hirn zu verfolgen ist. Nebst diesen Elementen treten noch kugelige unipolare Zellen auf, die sowohl rings um den Pigmentfleck als auch in den Brücken liegen. Ihre Axone verhalten sich genau so wie die der ersteren. Diese kugeligen Zellen lassen sich mit Methylenblau leicht darstellen und auch Retzius erhielt sie in gleicher Form und Lage mit Golgi-Imprägnation. Zwei solcher Zellen scheinen Claus jene Kerne vorgetäuscht zu haben, die er in den Anfang des Frontalnerven verlegt. Daß ich von diesem bei *D. pulex* in der von Claus geschilderten Form nichts finden konnte, habe ich schon oben erwähnt, und füge hinzu, daß auch Retzius nichts derartiges sah. Wir müssen uns noch nach der zentralen Endigung der „Sehfasern" des Medianauges umsehen. Man sieht sie in der Mitte des Gehirnes nach hinten aufsteigen, um schließlich im Gebiet der zentralen Neuropilmasse *(N II)* zu enden, woselbst sie auch mit den Endigungen des Frontalorgans zusammenkommen. Claus hat in seiner Arbeit über das Medianauge den einzelnen Teilen eine andere Deutung gegeben als in der älteren Daphnidenarbeit. Doch stimmen die Angaben letzterer besser mit meinen Beobachtungen überein. Da ich diesmal hauptsächlich mit Vitalfärbung untersuchte, so will ich jetzt auf diese Unstimmigkeiten nicht eingehen und behalte mir dies für eine spätere Arbeit vor, in der ich diese Organe auf vergleichender Basis zu behandeln gedenke.

Einen ganz anderen Eindruck macht das Medianauge von *Simocephalus* (Tafel II, Fig. 3). Cunnington versuchte seinen Bau aufzuhellen. Er beschrieb die streifenförmige Pigmentmasse, die von der vorderen unteren Ecke des Gehirnes abwärts zieht. Er sieht, daß

dieser Streifen aus kleinen, stark lichtbrechenden Körnchen besteht und schließlich findet er auf seinen Schnitten Zellen und dazugehörige Nerven. Er betont noch, wie stark die äußere Form des ganzen Gebildes variiere. Ich habe erstens einmal mit Alizarin versucht. Mit diesem Farbstoff färben sich sehr deutlich die großen Zellen und ihre zentralwärts ziehenden Fortsätze. Im ganzen finden sich sechs Zellen. An der Hinterseite in der Mediane zieht ein Nervenstrang, teils dem Pigmentstreifen anliegend, teils auch wieder von ihm ganz getrennt abwärts. An der untersten Spitze des Auges angekommen, biegt er nach vorn und geht in zwei große kugelförmige Zellen, die vor dem Pigmentstreifen gelagert sind. Denkt man sich das ganze Medianauge von *Simocephalus* nach vorn hinauf gedreht, so wird sofort die Übereinstimmung mit den Zellen bei *Daphnia* auffallen, die durch die unpaare untere Brücke ihren

Fig. 8.

a *b* *c*

Schnitte durch das Medianauge von *Simocephalus vetulus*.
a proximal, *b* in der Mitte, *c* distal.

Axon senden. Darnach werden auch die übrigen Zellen verständlich werden. Es liegen vor dem Pigmentstreifen an seinem oberen Teile zwei Zellen rechts und links, eine jede mit dem Hirn durch separate Fäden verbunden; sie entsprechen offenbar den paarigen „Lappen" und Brücken bei *Daphnia*. Unter diesen Zellen finden sich jederseits noch zwei Zellen, deren Form meistens sehr unregelmäßig war; wie sie mit dem Zentrum in Verbindung stehen, ist mir nicht klar geworden; doch vermute ich, daß sie zu den beiden seitlichen Partien hinzugehören. Wir sehen also, daß sich das Medianauge von *Simocephalus* mit dem von *Daphnia* sehr wohl in Vergleich bringen läßt. Wir betrachten nur noch einige Querschnittbilder durch das Organ bei *Simocephalus* (Textfig. 8). Hierdurch erkennen wir nämlich den Pigmentstreifen als eine große Zelle (oder vielleicht mehrere?), die die Pigmentkörnchen in sich enthält und das ganze Auge in Abteilungen — Pigmentbecher — zerlegt. Ein Querschnitt im Be-

reich der oberen Zellen (Textfig. 8*a*) zeigt uns die Pigmentzelle mit einem medianen Vorsprung, der die lateralen Zellen trennt. Einige Schnitte tiefer erkennen wir aber (Textfig. 8*b*), wie die nächsten zwei Zellen in einer konkaven hinteren Ausbuchtung der Pigmentzelle ihren Platz finden und also dadurch von den vorigen getrennt sind. Und schließlich zeigt Textfig. 8*c* die untersten vor dem Pigment ohne Scheidewand zwischen sich. Wir hätten also, wenn wir die Zellen als Retinaelemente auffassen, vier Abteilungen bei *Simocephalus*, nämlich die zwei lateralen zu je einer Zelle, die vordere unpaare zu je zwei Zellen, die hintere unpaare zu je zwei Zellen.

Wir haben drei Organe beschrieben, das Scheitelsinnesorgan, das Frontalorgan und das Medianauge, die trotz aller Verschiedenheit doch einige wichtige Übereinstimmungen zeigen und aller Wahrscheinlichkeit nach einen zusammengehörigen Organkomplex bilden. Diese drei Organe zeigen sich auch bei den primitiveren Branchiopoden, nur in etwas anderer Ausbildung. Das Medianauge zeigt dort noch eine starke Entwicklung: ist in den meisten Fällen dreiteilig und jeder Pigmentbecher enthält eine größere Anzahl von Retinazellen. Bei *Limnadia* ist nach Nowikoff das Organ vierteilig, indem noch ein unterer unpaarer Becher vorhanden ist. Vielleicht ist das hintere Zellenpaar bei *Simocephalus* auch in dieser Weise zu deuten. Die Frontalorgane erscheinen als direkte Fortsetzungen der Seitenlappen des Gehirnes bei *Branchipus* und *Artemia*. Etwas medial davon nimmt bei diesem noch ein anderes Organ seinen Ursprung: das Organ der „kolbenförmigen Zellen". Diese der Hypodermis anliegenden Zellen zeigen eigentümlich geformte glänzende Körper zwischen sich: die Zellen sind sämtlich zu mehreren ommatidienähnlich zusammengedrängt, wie schon Claus betont und Spencer abgebildet hat. Der letztere Autor erwähnt auch, daß die Ähnlichkeit mit den Augen von *Phalangien* auffallend sei.

Der Hinweis auf die Augen dieser Tiere soll nur einen ganz allgemeinen Anhaltspunkt für die Beurteilung dieser Organe abgeben. Die ventralen Frontalorgane der *Euphyllopoden* haben die großen kolbenförmigen Zellen zu mehreren um einen gemeinsamen Punkt herum angeordnet. Man gewinnt hierdurch bei Aufsicht den Eindruck, als ob man einen Querschnitt durch ein Ommatidium betrachtete. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch die Anwesenheit der glänzenden Stäbchen, die sich gerade im Mittelpunkt der Zellgruppen befinden. Diese Stäbchen wird man dann den Rhabdomen gleichzusteilen haben. Fehlen würde der dioptrische Apparat und das Pigment. Dieser Mangel könnte schwerlich ein Argument

gegen den ganzen Vergleich sein, da man diesbezüglich nur auf die Reduktion der Komplexaugen bei Amphipoden hinzuweisen brauchte. Bei vielen Vertretern dieser Krebse sind Pigment, dioptrische Hilfsapparate geschwunden und haben die Rhabdome die merkwürdigsten Umbildungen erfahren. Machen wir Ernst mit diesem Vergleich, so wäre sein Ergebnis: die ventralen Frontalorgane (Organ kolbenförmiger Zellen) ist als letztes Rudiment eines ehemals komplexen Auges aufzufassen.

Es läßt sich aber auch eine zweite Ansicht verteidigen, nach der diese Organe nicht mit einem Auge, das nach dem Schema der Komplexaugen gebaut war, in Zusammenhang gebracht wird; diese andere Anschauung beruft sich nicht so sehr auf äußere Ähnlichkeiten wie die Anordnung der Zellen, sondern sie achtet vor allem auf die innere histologische Differenzierung dieser Elemente. Hierbei ergeben sich nun klare Beziehungen zum Medianauge der Crustaceen. Nowikoff betont die gänzliche Übereinstimmung der inneren Struktur der Retinazellen des Medianauges mit den Zellen der Frontalorgane. Ferner ergibt sich bei diesem Vergleich eine klarere Auffassung bezüglich der glänzenden Stäbchen zwischen den Zellen der Frontalorgane. Nowikoff beschreibt zwischen den Zellen des Medianauges sehr deutlich hervortretende Cuticularsäume, die meist stark an den Seiten der Zellen entwickelt sind, an denen sie mit anderen gleichartigen Elementen zusammenstoßen; manchmal umgreifen die Säume fast kappenförmig die Zelle. Dort, wo mehrere Zellen in einer Kante zusammentreffen, wird nun entlang dieser gemeinsamen Kante die Cuticularsubstanz auch stärker entwickelt sein, so daß hierdurch eine Art Stab gebildet wird, von dem radienartig in die Fugen zwischen den umliegenden Zellen Wände vorspringen. Aus derartigen Gebilden, glaube ich nun, können ganz leicht jene „glänzenden Stäbchen“ in den ventralen Frontalorganen der Branchiopoden entstanden sein, die mehrmals ihrer Form nach mit den Spicula der Schwämme verglichen wurden. Bedenkt man noch dazu, daß auch die Zentra vom Medianauge einerseits, der Frontalorgane andrerseits topographisch bei den Branchiopoden eng verbunden erscheinen, so dürfte es nicht schwer fallen, Nowikoff zu verstehen, wenn er sagt, daß die Frontalorgane ganz den Eindruck machen, als ob sie Abspaltungen von Zellkomplexen aus dem Medianauge wären. Dieser letzte Satz gilt besonders von den Verhältnissen bei *Limnadia*.

Bei den Euphyllopoden findet sich aber noch ein zweites Organ, das Frontalorgan im engeren Sinne, von Nowikoff das dor-

sale Frontalorgan genannt. Dieses bildet bei *Limnadia* das Augenkammerorgan; bei *Artemia* und *Branchipus* besteht es aus eigentümlichen langgestreckten Zellen, die nach SPENCER auch Stäbchen enthalten sollen, was aber von NOWIKOFF geleugnet wird. Dieser Autor hat aber bei einer *Artemia*-Art von Pamir eine merkwürdige Verdickung der Cuticula über diesen Organen nachweisen können, der er eine Art Linsenwirkung zuschreiben möchte.

Wenn wir also die Organe der Euphyllopoden mit denen der Cladoceren homologisieren wollen, werden wir folgende Parallelen aufstellen. Medianauge bleibt homolog, Lage unverändert, nur bei *Simocephalus* Drehung nach rückwärts. Das ventrale Frontalorgan erfährt eine Verlagerung gegen die dorsale Seite zu und wird zum Scheitelsinnesorgan oder lateralen Frontalorgan. Das dorsale Frontalorgan wird am meisten reduziert, behält seine relative Lage bei, höchstens daß sich die Endzelle von der Hypodermis zurückzieht und an das Gehirn selbst zu liegen kommt; wir werden es genauer als das mediale Frontalorgan bezeichnen.

Daß diese drei Organe auch bei den Cladoceren zusammengehören, entnehme ich einmal ihrer gemeinsamen zentralen Endigung; denn die beiden Ballen des Scheitelsinnesorganes sind durch Punktsubstanzbrücken direkt mit den zentralen Ballen *(N II)* verbunden. Noch mehr spricht dafür, daß die Zellen, welche diese Organe bilden, übereinstimmend erscheinen, was ganz besonders auffällig ist, wenn wir bedenken, daß es sich bei den Frontalorganen und Scheitelsinnesorganen um periphere Sinnesorgane handelt; in solchen aber spielen, falls sie der Tango- oder Chemorezeption dienen, bipolare Nervenzellen eine Rolle. Hier bei unseren Organen handelt es sich durchweg um unipolare Formen, so wie sie sich im unpaaren Auge finden. Auch das deutet auf einen Zusammenhang, daß, sobald die Zellen des Medianauges klein sind, dies auch für das Frontalorgan respektive die Zellen des Scheitelsinnesorganes gilt. Die Zellen sind bei *Daphnia* im Medianauge relativ klein und dasselbe gilt auch von den Elementen des Scheitelsinnesorganes. Dieses relativ klein ist vor allem in Hinsicht auf die entsprechenden Verhältnisse bei *Simocephalus* gemeint. Bei dieser Cladocere sind die Zellen, die sich mit Alizarin am Medianauge darstellen lassen, direkt auffallend durch ihre Größe und auch die Elemente des Scheitelsinnesorganes sind gleichfalls in dieser Hinsicht ausgezeichnet. Dieselbe bemerkenswerte Zellgröße finden wir hier auch am Frontalorgan ausgeprägt. In der gleichsinnigen Art der Variation der Zellgröße liegt, glaube ich also, ein Argument für die Zusammengehörigkeit der drei Organe.

Auch die Entwicklungsgeschichte bietet einen wichtigen Hinweis. Claus, der zum erstenmal auf die Homologie dieser Organe bei Cladoceren und Branchiopoden hingewiesen hat, bemerkt, daß bei letzteren diese Zellen allmählich mit dem Wachstum des Tieres aus dem Rindenbelag des Gehirnes hervortreten und sich immer mehr frei erheben. Ganz dasselbe nun konnte ich an Schnitten durch einen jungen *Simocephalus* sehen. Die dicken, kolbenförmigen Zellen des Scheitelsinnesorganes lagen noch direkt dem Gehirn auf, während ihre Fortsätze in den vorderen unteren Teil desselben einbogen. Von der Hypodermis, der sie doch im erwachsenen Zustand direkt anliegen, waren sie noch durch einen großen Zwischenraum getrennt. Wir können daraus entnehmen, daß auch bei den Cladoceren dieses Sinnesorgan, wie es Claus für die Branchiopoden angibt, vom Zellenbelag des Gehirnes abzuleiten ist, während sonst periphere Sinnesorgane meist direkt aus der Hypodermis entstehen. Das Verhalten des Frontalorganes bei *Daphnia pulex* aus der Triester Umgebung läßt eine gleichsinnige Deutung zu. Wir sagten, daß hier die große Endzelle nicht mehr an der Hypodermis zu finden ist, sondern mehr oder weniger dem Gehirn genähert. Da wir annahmen, daß das Organ in Rückbildung sich befinde, kann man sagen, daß es sich auch im erwachsenen Zustand von seinem ursprünglichen Mutterboden nicht mehr weit entfernt. So wäre in dem Umstand, daß diese drei Organe, das Medianauge, das Scheitelsinnesorgan und auch die Frontalorgane sich vom Gehirn ableiten, noch ein Grund gegeben, der für eine engere Beziehung dieser Organe untereinander spricht.

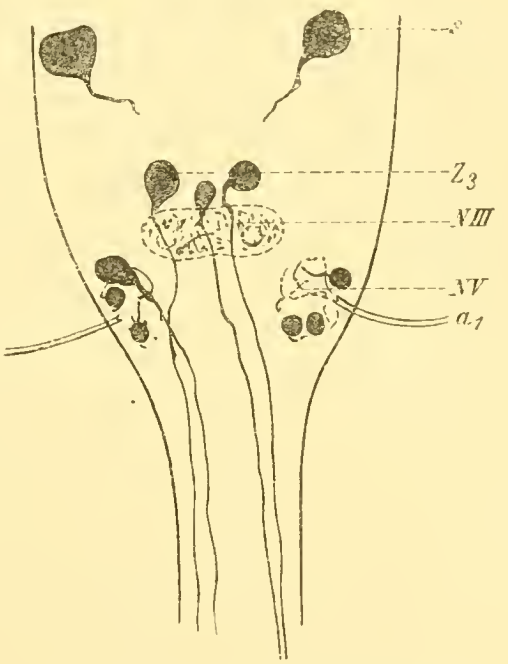
Unter diesem Gesichtspunkte dürfte uns wohl auch die Deutung der sogenannten Deckzellen bei *Leptodora* möglich sein. Bei dieser schönen Cladocere finden sich am vorderen Teile der dorsalen Oberfläche des eigentlichen Gehirnes große Zellen, die schon mehrfach das Interesse wachgerufen haben. In den Zellen, die einen blassen Kern aufweisen, bemerkt man wieder lichtbrechende Körper von verschiedener Form; sie ähneln jenen bei *Branchipus*. Die meisten Untersucher hielten diese Elemente wegen ihrer Form für nicht nervös, bis Carlton zeigte, daß Faserbündel aus diesen Zellen in das darunterliegende Hirn strahlen. Mir ist es gelungen, mit Methylenblau einige dieser Zellen zu färben (Textfig. 9), es sind unipolare Zellen, die sich noch dadurch auszeichnen, daß das Methylenblau in vielen kleinen Granula aufgespeichert wird, so daß die gefärbten Zellen gekörnelt erscheinen. Der Axon geht in den vorderen Teil des Gehirnes. Ich glaube, auch hier haben wir es

wieder mit dem Scheitelsinnesorgan zu tun, das gemäß der Raumverhältnisse im Kopfe von *Leptodora* platt auf das Gehirn gedrückt erscheint.

Was nun die Funktion dieser drei Organe betrifft, so wird man bei einer Beurteilung nur auf Grund histologischer Daten ohne physiologisches Experiment sehr vorsichtig sein müssen. Versuche, die ich diesbezüglich an *Artemia* angestellt habe, haben mir bisher kein klares Bild gegeben. Die Kleinheit der Objekte tritt als großes Hindernis auf.

Das Medianauge wird man wohl schon als ein Organ für Photorezeption gelten lassen, so wie es stets bisher gehalten wurde. Eine bilderzeugende Kraft oder sonst höhere Leistungen wird man ihm natürlich nicht zuschreiben können. Da wir aber nun gemäß unserer obigen Darlegungen annehmen, daß die Scheitelsinnesorgane und auch die Frontalorgane mit dem Medianauge enge Beziehungen haben, so werden wir auch für diese, wenigstens ursprünglich eine ähnliche Funktion postulieren können. Die Scheitelsinnesorgane zeigen eine Ausbildung, die mir eine derartige Annahme noch plausibel erscheinen lassen kann. Schwieriger steht es mit den Frontalorganen, da wir hier nur mehr eine Zelle finden. Claus scheint anzunehmen, daß dieses Organ eher einer Art Tangorezeption dient, da er sagt, es werde sicher noch gelingen, kleine, borstenartige Cuticulardifferenzierungen aufzufinden, wie man sie an der Stirne von Copepoden findet. Mir erscheint dies vorläufig unwahrscheinlich, da das Frontalorgan bei den Cladoceren nicht bipolare Zellen zeigt. Doch können wir hier jetzt die Frage nicht weiter diskutieren, weil wir dies nur durch vergleichende Betrachtung der Frontalorgane bei allen niederen und höheren Krebsen und eventueller nächstverwandter anderer Arthropoden durchführen könnten. Ich habe die Untersuchungen schon begonnen und sie haben mir einige wichtige Resultate ergeben, auf die ich aber bei anderer Gelegen-

Fig. 9.



Gehirn von *Leptodora* (Methylenblau). s = Deckenzellen (lat. Frontalorgan). VIII_1 = Zentralkörper. Z_3 = Große Assoziationszellen. V = Neuropil der Antennule. a_1 = Nerv der Antennule.

heit einzugehen gedenke, während wir uns in dieser Arbeit hauptsächlich an die Cladoceren halten wollen.

Wenn ich späteren Erörterungen hier kurz vorgreifen darf, so möchte ich meine Meinung folgendermaßen präzisieren. Wir haben in den drei Organen Medianauge, Scheitelsinnesorgan und Frontalorgan phylogenetisch uralte Gebilde zu erblicken, die dem primären Vorderhirn, d. i. den Neuropilen *NI, NII*, eventuell auch *NIII* zugeordnet sind. Diese Organe hatten ihre optimale Entfaltung zu einer Zeit, als das sekundäre Gehirn und das ihm zugeordnete Komplexauge noch nicht entwickelt war. Als diese neue Sehsphäre auftrat, verfielen die alten Organe und das zugehörige primäre Vorderhirn einer fortschreitenden Reduktion. Sie erhielten sich in nennenswerter Ausbildung nur bei altertümlichen Formen, wie den Branchiopoden oder solchen Formen, deren Stellung im Stammbaum der Crustaceen genügend tief ist, bei denen außerdem die Anlagen der Komplexaugen eine Rückdifferenzierung resp. sekundären Schwund zeigen, wie bei den Cladoceren resp. Copepoden. Am zähesten hat sich, wie schon Claus zeigte, das Medianauge erwiesen, das sich sehr verbreitet unter den Malakostraken findet. Doch vermute ich, daß sich auch Rudimente der beiden anderen Organe werden aufdecken lassen: wenigstens lassen mir gewisse Angaben in der Literatur von „statischen Sinnesorganen" oder problematischen Drüsen, die mit dem Vorderhirn zusammenhängen sollen, diese Hoffnung als berechtigt erscheinen.

Die erste Antenne. Wir wenden uns nun einem anderen Sinnesorgane zu, der ersten Antenne oder Antennula. Dieselbe trägt, wie allgemein bekannt, feine Cuticularschläuche, Leydig sche Fäden, welche als das Organ der Chemorezeption angesehen werden. Diese Schläuche zeigen basal eine stark lichtbrechende Verdickung ihrer Wand, den Porenkanal; der übrige Teil ihrer Wandung ist äußerst dünn. An der Spitze findet sich wieder ein lichtbrechendes Kügelchen, durch das das ganze zylindrische Röhrchen abgeschlossen ist. Bei *Eurycercus* sind diese Schläuche etwas größer und man kann an ihnen zwei Teile, einen proximalen weiteren und einen distalen engeren unterscheiden. Dieser zeigt an seiner Spitze eine Einstülpung ins Innere, in der dann einfach als enticulare Verdickung das lichtbrechende Kügelchen liegt. Ich habe also die Schläuche immer geschlossen getroffen; gegenteilige Angaben beruhen wohl auf Verletzungen. Das Innere unserer Kölbchen wird von einer zarten protoplasmatischen Masse eingenommen, in der sich mitunter eine feine Längsfaserung wahrnehmen läßt. Ich halte diese für die Fort-

setzung der Matrixzellen, die sich in der Einzahl oder vielleicht auch zu mehreren an der Basis finden.

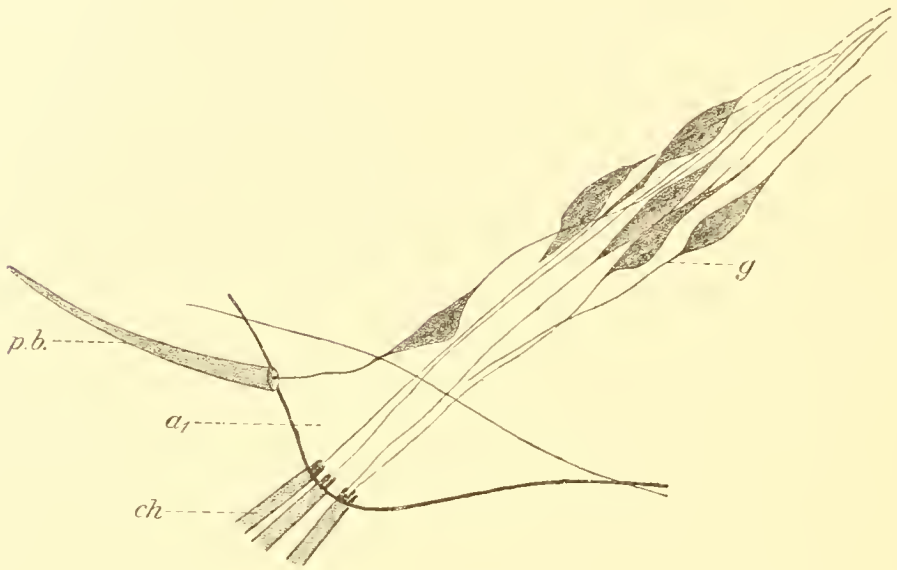
Neben diesen Zylindern, die sich, wie bekannt, an der ersten Antenne sämtlicher Crustaceen finden, ist bei den Cladoceren noch eine Borste vorhanden, die meist proximal von den Riechkölbchen an der Vorderseite der Antenne steht. Sie ist nicht zylindrisch, sondern spitzt sich allmählich zu und entbehrt des lichtbrechenden Knöpfchens am Ende. Von diser Borste hat Grobben bei *Moina* gezeigt, daß sie in der Ontogenese zuerst auftritt und in der Jugend relativ größer ist als später. Ferner findet sich an der ersten Antenne der Nauplien von *Estheria* und *Limnadia* nur eine einzige Sinnesborste. Grobben nennt sie daher die primäre Sinnesborste und schreibt ihr den Wert eines phylogenetischen Organs zu.

Wie steht es nun mit der Innervation dieser Gebilde? Schon Leydig und Claus haben den Nerven beschrieben, der aus dem hinteren unteren Teile des Gehirnes kommt, am Boden des Kopfes nach vorwärts zieht und an der Basis der Antennula sich in seinem „Sinnesganglion auffasert". Eine distale Faser tritt dann schließlich in das cuticulare Endorgan. v. Rath vor allem zeigte, daß es sich hier um bipolare Ganglienzellen handle, deren distalen Fortsatz — den Terminalstrang — er bis in das Lumen des Kölbchens verfolgen konnte. Retzius hat schließlich auch die zentrale Endigung der Fasern aufzuhellen versucht. Sie sollen um Zellen in kurzen, aber zahlreichen Verästelungen endigen.

Mit Methylenblau habe ich einige wichtige Abweichungen gefunden. Die Zellen stellen sich ebenfalls als bipolar dar (Textfig. 10), sie liegen dicht gedrängt und bilden einen spindelförmigen Komplex, das „Sinnesganglion". Wir müssen aber gleich bemerken, daß das Wort Ganglion hier in einem anderen Sinne gebraucht wird als etwa beim Sehganglion, bei dem ja das Neuropil das ausschlaggebende Moment war. Hier hat jede Zelle eine oppositipole, bipolare Gestalt und im „Ganglion" gibt es absolut keine weitere Verästelung. Der distale Fortsatz nun geht in geradem Verlauf durch den Porenkanal und tritt in das Lumen des Kölbchens; nimmt aber hier nicht etwa, wie Claus meinte, das ganze Innere desselben ein, sondern ist vielmal dünner, wie Retzius schon einwendet. Die Nervenfaser geht in meinen Bildern (Textfig. 11) nicht in gerader Flucht im Röhrchen bis an dessen peripherisches Ende, sondern ich sah die Faser sich teilen, derart aber, daß die Ästchen sich in geschlossenen Schleifen anordneten, wie die Bilder zeigen. Ich glaube, es liegt eine Aufteilung der Faser in ein in sich

selbst geschlossenes Endnetz vor. Die Fäserchen verliefen in dem peripheren Teil des Lumens, während der zentrale Teil von den

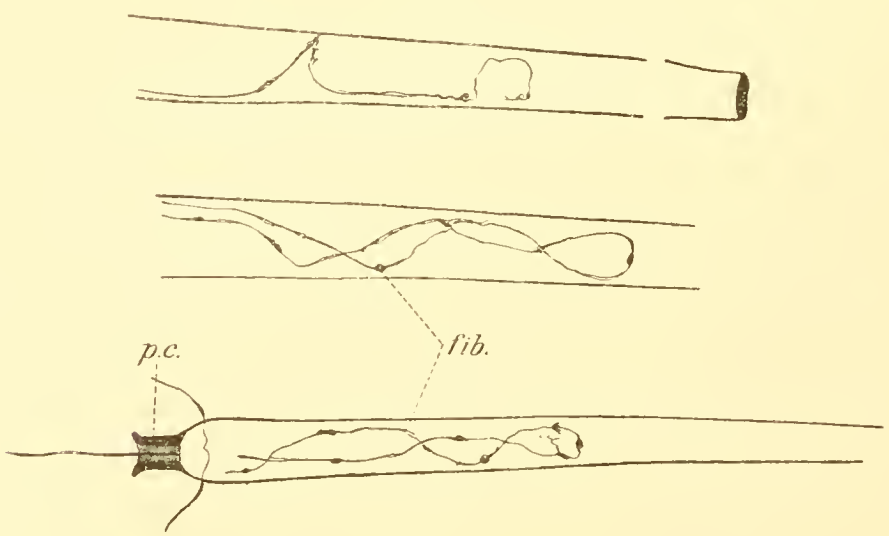
Fig. 10.



Antenne I von *Daphnia pulex*.
g = Sinnesganglion. *pb* = Primärborste. *ch* = Riechzylinder.

Fortsätzen der Matrixzellen gebildet wird. Zahlreiche Varikositäten bedecken die zarten Fibrillen. Leider habe ich dieses Bild nur drei-

Fig. 11.



Leydigsche Riechzylinder von *Daphnia pulex*.
p.c. = Porenkanal. *fib.* = Fibrille. Methylenblau. Immers. $^1/_{12}$, Oc. 8.

mal in voller Deutlichkeit, und zwar bei *Daphnia pulex* wahrnehmen können. Doch war das Bild so klar, daß ich auch schon diese geringe Zahl der Befunde für beweiskräftig halte. Diese

Angabe steht allerdings mit allen bisher gegebenen Beschreibungen im Widerspruch; doch lautete auch deren Behauptung nicht gar zu sicher, indem Wörtchen wie „scheinen" dabei eine Rolle spielen, oder aber es in Zweifel gelassen wird, ob es sich in dem betreffenden Faden, der meist ziemlich dick ausfällt, auch wirklich um ein nervöses Gebilde handelt. Wir werden bei der Besprechung der Sinneshaare, die sich sonst am Körper finden, Gelegenheit haben, darauf nochmals zurückzukommen. Die zentrale Endigung des proximalen Fortsatzes der Sinnesnervenzellen besteht, wie es Retzius schildert, in einer Aufsplitterung in kurze Endreiserchen, aber nicht, wie er angibt, um Zellen herum — ein Verhalten, wie man es gewöhnlich für Wirbeltiere schildert — sondern in das postlaterale Neuropil *(NV)* hinein; die Fasern zeigen hierbei einen wellenförmigen Verlauf und erscheinen auch etwas verdickt. Den Bereich des Neuropils verlassen diese Fasern, die von den Kölbchen kommen, nicht. Bei den höheren Arthropoden finden sich im Neuropil der ersten Antennen Glomeruli, korbähnliche Faserausbreitungen, wie sie ja auch in den olfaktoriellen Formationen der Wirbeltiere anzutreffen sind. Rádl vermutet, daß die Zellen, von denen Retzius spricht, vielleicht derartige Dinge sein könnten; doch habe ich in Bielschofsky-Präparaten nur undeutlich kleinere Punktsubstanzballen wahrnehmen können.

Das Neuropil ist an seiner Außenseite, besonders stark aber an seiner vorderen und hinteren Wand — es ragt das Ganze wie ein konischer Vorsprung vom Gehirne weg — von Ganglienzellen bedeckt. Dieselben sind unipolar und ihr Axon zersplittert sich im Innern des Markes.

Einige dieser Zellen entsenden aber ihre Axone oder wenigstens starke Äste derselben nach aufwärts, so daß sie in die Nähe des Ursprunges des ersten Nerven für die zweite Antenne gelangen. Mit diesen Fasern, die also unilateralen Assoziationszellen angehören würden, sah ich aber eine, hie und da auch zwei Fasern ziehen, die sich etwa unter einem rechten Winkel teilten, der eine Fortsatz ging horizontal weiter ins Bauchmark, der andere stieg auf ins Ganglion des Antennarius major. Eine solche Faser macht ganz den Eindruck einer von der Peripherie kommenden, sich zentral aufteilenden Faser, wie sie auch bei Sinnesborsten der zweiten Antenne vorkommen. Obwohl ich es nun nicht direkt beweisen kann, so ist die Annahme doch sehr naheliegend, daß diese Faser zu der primären Tastborste gehört. Diese wird von einer Zelle versorgt, die von dem Ganglion der Riechkölbchen etwas entfernt

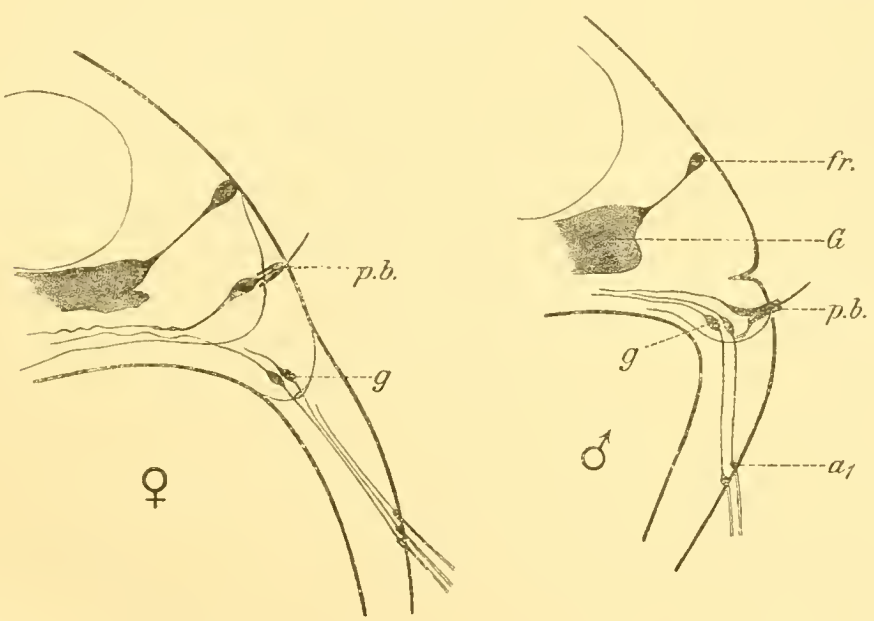
nach vorne liegt. Ihr proximaler Fortsatz mengt sich aber unter die übrigen Fasern; der getrennte Verlauf war schon noch bis zum Neuropil zu beobachten. In diesem wird das Beobachten zu schwierig, als daß man Sicherheit verbürgen könnte. Doch glaube ich, daß es die Faser von der Sinnesborste her ist, die das Ganglion durchsetzend sich, wie oben angegeben, teilt. Das würde aber besagen, daß das postlaterale Neuropil ganz spezifisch nur für die Reize bestimmt ist, die von den Kölbchen übernommen werden. Das postlaterale Neuropil ist die spezifische Zentralstelle für Chemorezeption. Modal verschieden werden die durch die Sinnesborste übermittelten Qualitäten sein; nach dem Bau des peripheren Apparates und seiner mutmaßlichen zentralen Endigung handelt es sich um Tangorezeption. So liegen die Verhältnisse bei *Daphnia pulex*.

Wir wollen nun nur noch erwähnen, daß im Prinzip dieses Verhalten bei anderen Cladoceren wiederkehrt. Desgleichen gilt auch, daß die erste Antenne bei Männchen durchwegs eine stärkere Ausbildung aufweist und auch noch mit besonderen Borsten, offenbar zum Festhalten des Weibchens und dgl. bewaffnet ist. Während die Zahl der Kölbchen meist neun beträgt, finden wir an der ersten Antenne beim *Leptodora*-Weibchen fast die vierfache Zahl und der bezügliche Nerv hat dementsprechende Größe. Besondere Erwähnung verdient noch das Verhalten bei *Bosmina*, das scheinbar nicht richtig erfaßt wurde, soweit dessen überhaupt Erwähnung getan wird. Bei dieser kleinen Cladocere sind bekanntlich die ersten Antennen ganz an das Rostrum des Kopfes gerückt (Textfig. 12) und zu zwei unbeweglichen, nach rückwärts abgebogenen Hörnern geworden, die außerdem eine eigentümliche Gliederung aufweisen. Die Kölbchen finden sich hier etwa im ersten Drittel des ganzen Hornes. Das „Sinnesganglion" aber lagert ganz an der Basis der Antenne, so daß also der distale Fortsatz der Zellen ziemlich lang ausfällt. Leydig zeichnet nun aber den proximalen Nerven des Ganglions in Verbindung mit dem vordersten Teil des Gehirnes; ich konnte an meinen Präparaten etwas derartiges nicht sehen; es geht vielmehr ein Faserbündel am Boden des Kopfes in den hinteren unteren Teil des Gehirnes analog wie bei den Daphniden. Nun beschreiben die Autoren an der frontalen Seite des Kopfes in mittlerer Höhe zwischen Antennenbasis und Auge zwei Sinnesborsten. Dieselben sind von zarter Beschaffenheit und stecken in basalen Röhrchen, in denen man den Verlauf der Borste deutlich sehen kann. Unterhalb dieser Borste ließ sich mit Alizarin, aber auch mit Methylenblau eine Zelle darstellen. Von hier geht eine

Nervenfaser in schwachem Bogen rückwärts, noch vor dem Gehirn an den Boden des Kopfes gerade in den Nerv, der vom Sinnesganglion der Antennule kommt; damit ist es klar, daß wir es mit der primären Sinnesborste zu tun haben. Wenn dies histologische Verhalten aber noch nicht genügend zwingend sein sollte, so betrachte man die Antennule eines *Bosmina*-Männchens, bei dem die Borste dieselbe Position hat wie bei den Daphniden, ganz an der Basis der Antenne.

Über *Bosmina* macht auch Fischel eine Angabe, daß das sogenannte Schildchen nervöser Natur sei, denn ein dorsal im

Fig. 12.



Bosmina ♀ und ♂.
G = Gehirn. *fr.* = Frontalorgan. *g* = Sinnesganglion der ersten Antenne. *p. b.* = die primäre Borste mit Sinnesnervenzelle.

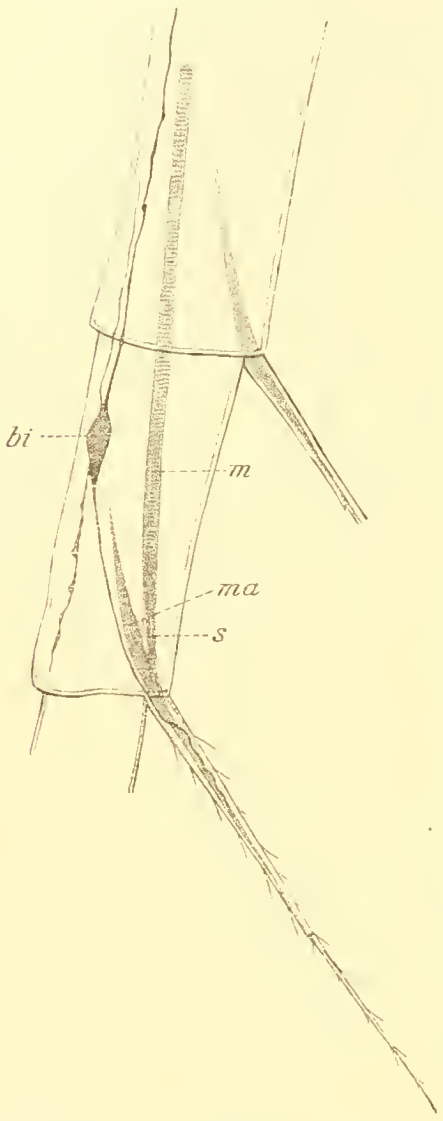
Rostrum verlaufender Nerv führe zu ihm. Ich vermag hierüber nichts zu berichten, hoffe aber später in einem anderen Zusammenhange diese Dinge genauer untersuchen zu können.

Wir haben dem Leser bisher die Sinnesorgane mit ihren zentralen Endigungen vorgeführt und könnten auf den Bau des Gehirnes selbst übergehen; ich halte es aber für besser, zunächst noch die unmittelbar an den Kopf herangerückten Apparate der zweiten Antenne zu besprechen, da sie mit ihren zentralen Faserungen einen wichtigen Teil der Hirnstruktur ausmachen.

Die zweite Antenne. Von den beiden uns schon bekannten Nerven der zweiten Antenne ist der erste gemischt, der zweite wahrscheinlich rein motorisch. Wir betrachten zuerst den sensiblen Teil des

ersten Nerven, der auch Antennarius major heißt, da er bedeutend stärker ist als der zweite. Ein Blick auf das kombinierte Bild (Taf. I. Fig. 1 u. 2) zeigt uns die Verhältnisse ganz klar, so daß wir peripherwärts beginnen können. Der sensible Nerv setzt sich aus den proximalen Fasern von Sinnesnervenzellen zusammen, die selbst den an der Antenne vorkommenden Haaren oder Borsten zugeordnet sind. Diese Borsten (Textfig. 13) sind lange, gefiederte cuticulare Bildungen, die aus einem proximalen und distalen Stück zusammengesetzt sind. Das Lumen des Haares wird von Protoplasmafortsätzen der Matrixzellen eingenommen, die sich an der Basis finden. Von diesen Zellen gehen noch lange sehnenartige Fäden aus, die sich schließlich in dem umgebenden Gewebe verlieren. Eine jede dieser „Sinnesborsten" wird nun von dem distalen Fortsatz einer solchen bipolaren Zelle innerviert. Über die feineren Verhältnisse habe ich nichts Sicheres ermitteln können. Daß die Faser in das Innere der Borste eintritt, habe ich gesehen; das würde ja auch mit den Angaben der Autoren von anderen Crustaceen, z. B. von Retzius oder besonders O. v. Rath stimmen. Gleichzeitig bemerkt man aber, daß diese Zellen nicht etwa direkt unter den betreffenden Cuticularbildungen sich finden, sondern oft ein ziemliches Stück von ihnen entfernt liegen. Ja, man erkennt, daß der sensible Nerv gerade auf der Seite der Antennenäste verläuft, die der Insertionsstelle der Borsten gegenüber liegt, so daß der distale Fortsatz die Sinnesnervenzelle überkreuzen muß, um an seinen Bestimmungsort zu gelangen.

Fig. 13.



Innervation einer Borste an der zweiten Antenne von *Daphnia pulex*. (Methylenblau.) *bi* = Sinnesnervenzelle. *m* = Muskel. *s* = Sehne desselben. *ma* = Matrix der Borste.

Nebst diesen neun gefiederten Borsten finden sich noch andere Sinnesborsten: Eine an der Gabelungsstelle der Antennenäste und zwei an der rückwärtigen Seite des Achselgelenkes. Diese Gebilde

sind nicht gefiedert und, soweit ich sehen konnte, nicht beweglich wie die vorhergehenden. Sie sind bedeutend kleiner und erscheinen ganz blaß; nur an ihrer Basis weisen sie einen verdickten Chitinring auf. Sie erinnern an die primäre Sinnesborste der ersten Antenne. Ihre Sinnesnervenzellen liegen direkt an ihrer Basis und werden von den Matrixzellen kappenförmig bedeckt, wie das Bielschofsky-Präparat (Taf. I, Fig. 5) deutlich zeigt. Fortsätze dieser Matrixzellen bilden den axialen Strang der Borste, während die Nervenzelle einen distalen Fortsatz entsendet, der sich in der Borste peripheriewärts hält. Ob diese Faser hier frei endet, oder ob es geschlossene Netzbildungen gibt, ließ sich leider nicht ermitteln. Die proximalen Fasern aller Sinneszellen schließen sich in der aus der Figur (Taf. 2, Fig. 4) zu ersehenden Weise zum sensiblen Nerv zusammen, der sich unter einem rechten Winkel mit dem motorischen Teil vereinigt. Die sensiblen Fasern treten nun in das Zentralorgan, in dem wir sie weiter verfolgen wollen.

Die sensiblen Elemente bilden im Wurzelgebiet des Antennarius major ein sehr charakteristisches Faserbündel, das man schon ohne Färbung am lebenden Tier sich abheben sieht. Dieses Bündel (Textfig. 14) tritt zuerst tief in die vorderen Teile der Schlundconnective ein, biegt dann plötzlich nach vorn und oben um und gelangt in das Gehirn, wo es bis zur dorsalen Zellendecke aufsteigt; daselbst gehen nun die Fasern des Bündels auseinander, indem sie rechtwinklig abbiegend in das dorsolaterale Neuropil sich einsenken. Dies gilt natürlich auf jeder Seite. Im Methylenblaubild läßt sich nun auch die feinere Verzweigung der Fasern angeben. Sie pflegen kurz vor dem ersten Knie eine zarte Faser nach rückwärts in die Connective abzugeben, die reichliche Querästchen in die Neuropilkerne der beiden Antennennerven entsendet. Weiter zeigt die Hauptfaser meist in dieser Gegend ein dickeres Kaliber und gibt ebenfalls zahlreiche kurze Ästchen ab. Etwas nach vorn, schon im Gehirn, zweigt wiederum eine größere Faser ab, die absteigend in das zentrale Neuropil geht, um sich daselbst dicht oberhalb des Zentralkörpers zu verästeln. Eine solche sensible Faser hat also mindestens drei Hauptendigungsgebiete: in den Neuropilkernen der Antennennerven in den Connectiven, im zentralen *(NII)* und dorsolateralen Neuropil *(NIV)*, im Gehirn.

Neben diesen Elementen finden sich nun noch einige wenige Fasern, die bedeutend zarter sind und sich, in den Connectiven angelangt, in zwei gleich dicke Äste T-förmig teilen, wovon der eine in das Bauchmark weiter zieht, der andere nach vorn gegen

das zentrale Neuropil *(NII)* absteigend sich verliert. In einigen Fällen waren nur diese Fasern gefärbt und ihr Verlauf führte mich zu den Zellen, die an der Basis der blassen Borsten am Achselgelenk liegen. Daraus schließe ich, daß die beiden Borstentypen der An-

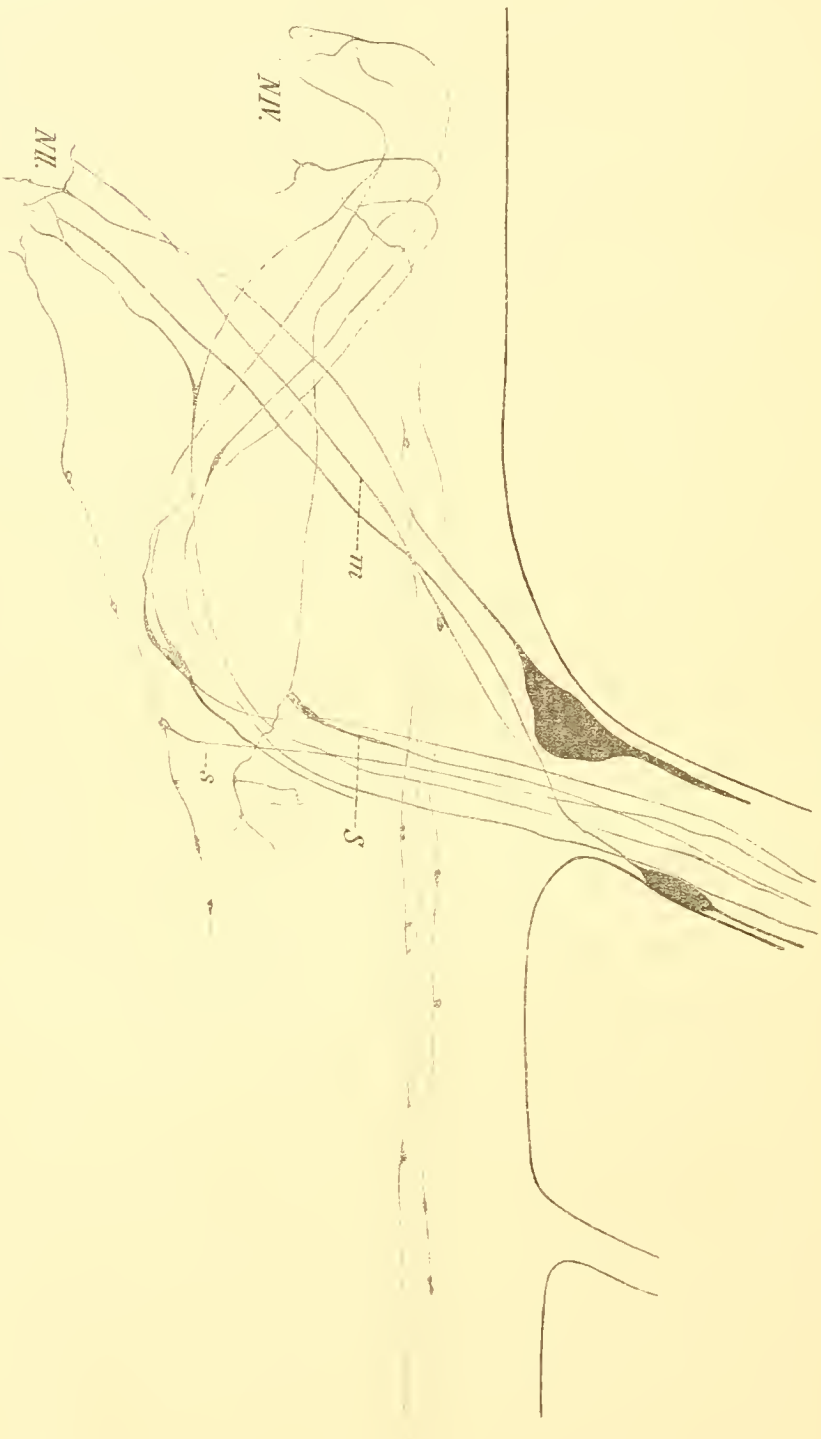


Fig. 14.

Faserbündel aus der zweiten Antenne.
S = Faserbündel der gefiederten Borsten. *s* = Fasern der blassen Borsten. *m* = überkreuzende Fasern der motorischen Zellen. (Methylenblau.)

tenne auch verschiedene zentrale Endigungen besitzen. Die zuerst beschriebenen Fasern gehören zu den gefiederten Borsten, die letzten zu den blassen Borsten. Hierzu muß ich noch bemerken, daß es unter den bisher geschilderten Cuticularbildungen auch noch

einige andere gibt, wie z. B. bei *Simocephalus*. Auch diese werden von Nerven versorgt, so daß also die Anzahl der Fasern größer sein wird, als es nach obigem sich erwarten ließ. Etwas anderes ist es wiederum, ob zu einer Borste vielleicht mehr als eine Sinneszelle gehört, denn unsere Färbungsmethode beruht ja gerade auf dem Vermögen, nur einzelne Elemente aus einem größeren Komplex herauszugreifen. Bei unseren Formen scheint tatsächlich jeder Borste nur eine Sinnesnervenzelle zuzukommen und nicht ein sogenanntes Ganglion.

Fig. 15.

Motorische Riesenzelle am Ursprung des zweiten Antennennerven.

Gehen wir nun an die Schilderung des motorischen Apparates. Die effektorischen Axone verlassen das Zentralorgan teils durch den ersten, teils durch den zweiten Nerven. Die motorischen Zellen begleiten die Nerven noch ein kurzes Stück, so daß der Ursprung der Nerven sich wie ein anhängender Zipfel ausnimmt. Die motorischen Elemente lassen sich je nach Form und Lage in Gruppen bringen. Einen ersten Typus repräsentieren — wir sprechen jetzt vom motorischen Kern des ersten Nerven — zwei Riesenzellen (Taf. I. Fig. $2m_1$ und Textfig. 15). Sie liegen fast schon unterhalb des eigentlichen zentralen Teiles, dem verdickten Nervenursprung genähert.

Sie haben eine triangulăre Form, die Spitze des Dreieckes gegen die Peripherie gekehrt, die Basis zentralwärts gelegen. Alle drei Eckpunkte entsenden Fortsätze von ziemlich dickem Kaliber. Der Fortsatz nach vorn ins Hirn zieht in schwachem Bogen abwärts, überkreuzt hierbei in typischer Weise den aufsteigenden Schenkel des lateralen, sensiblen Faserbündels, zieht medialwärts, um sich schließlich in der Gegend der zentralen Neuropilmasse aufzulösen, wobei die Verästelungen mit jenen der Gegenseite zusammentreten; da sie sich aber schon in feinste Äste aufgeteilt haben, kann man hier nicht etwa von einer Kommissur reden, schon deshalb nicht, da der Hauptaxon unserer Zelle sich nicht im Gehirn aufsplittert, sondern von anderer Stelle an die Muskeln zieht. Ich erwähne noch, daß nach rückwärts in die Schlundconnective ein zweiter Fortsatz sich begibt, der möglicherweise ohne vorheriges Aufgeben seiner Individualität durch die postösophageale Querkommissur auf die andere Seite kreuzen könnte. Nicht auf jedem Bild natürlich sind die beiden Fortsätze gleich deutlich ausgeprägt. Der dritte Fortsatz ist nun der wichtigste; er bildet einen nicht unbeträchtlichen Teil des ganzen Nerven, wie ich in einem Falle, wo er ganz isoliert gefärbt war, beobachten konnte; es war dies die hintere Riesenzelle. Dieser effektorische Axon verteilte sich an die Muskulatur, die, vom Rücken des Tieres herabkommend, in die Antenne eintritt. Es sind, wie man auf der Abbildung (Taf. 2, Fig. 4) erkennt, drei Muskelbänder konvergierend angeordnet, die sich in die Antenne hinein fortsetzen; sie wirken als Abduktoren. Als Antagonisten entsprechen ihnen starke Muskelzüge, die im Innern des Tieres transversal ziehen und daher nur auf Schnitten deutlich erkannt werden können; auch von diesen erstrecken sich natürlich Bündel in die Antenne. Da es mir aber nicht gelungen ist, bestimmte motorische Zellen des Zentrums resp. deren Fortsätze bestimmten Muskelbündeln zuzuordnen, gehe ich auf die verwickelte Lagerung der Einzelmuskeln in der Antenne nicht ein und stelle nur das eine fest, daß die motorischen Portionen des ersten Antennennerven den Abduktoren zuzuordnen sind, während der zweite Nerv die Adduktoren versorgt; diese Feststellung gilt für die Muskeln, soweit sie noch außerhalb der Antenne liegen, und dürfte wohl auch innerhalb derselben Geltung haben. Wir werden also die motorischen Nerven mit ihren Verzweigungen nur als Ganzes betrachten, ohne auf spezielle Bedeutung ihrer Fasern eingehen zu können. Bevor wir dies tun, wollen wir noch die übrigen motorischen Zelltypen kennen lernen.

Oberhalb der bisher angeführten Riesenzellen liegen schon den abgehenden Nerven begleitend bipolare Elemente (Taf. I, Fig. 2. m_2). Der periphere Axon geht in den Nerv ein, der zentripetale geht nach vorn ins Gehirn, indem er denselben Verlauf nimmt wie die entsprechenden Fortsätze der Riesenzellen. Diese ins Hirn ziehenden Fasern bilden daher ein starkes Bündel, das man auch schon ohne besondere Färbung ausnehmen kann. Die Endigung findet sich im hinteren Teil des zentralen Neuropils *(NII)* in der Nähe des Zentralkörpers. Es scheint aber, daß von diesen Fasern auch Zweige in die dorsolateralen Neuropile *(NIV)* gelangen.

Konstant stellt sich zwischen Nervenwurzel und zentralem Neuropil der ersten Antenne gelegen eine triangulăre Zelle ein (Taf. I, Fig. 2 m_3), die mit ihrer Spitze gegen den Nerven orientiert ist, indem sie den wahrscheinlich effektorischen Axon entsendet. An ihrer vorderen Ecke geht ein Fortsatz ab, der sich stark verästelnd in die dorsolateralen Neuropile führt; der dritte Fortsatz der Zelle aber steigt ab in den Zellenhaufen, der die Endigung des Antennarius I umgibt. Vielleicht liegt an dieser Stelle nicht nur eine derartige Zelle, sondern mehrere, die alle das gleiche Verhalten zeigen, da ich zwar im selben Bild immer nur eine solche Zelle deutlich erhielt, aber sich beim Vergleich verschiedener Bilder Unterschiede in Form und Lage ergaben, so daß es also vielleicht nicht identische Elemente waren, sondern immer nur Vertreter einer gleichen Gruppe.

In ähnlicher Weise verhielt sich eine Zelle (Taf. I, Fig. 2 m_4), die sich in typischer Anordnung hinter dem ersten, etwa unter dem zweiten Nerven vorfand. Aus ihrer nach vorn gekehrten Spitze verläuft der Axon bogenförmig zum Nerven; die beiden anderen Fortsätze der tripolaren Zelle konnte ich nicht genauer verfolgen. Diese Zelle bot je nach den verschiedenen Exemplaren starke Schwankungen in Größe, indem sie fast bis zu Dimensionen einer Riesenzelle anwachsen konnte; auch ihre Gestalt zeigte sich variabel, so daß es sich auch hier vielleicht eher um einen Komplex gleichgeordneter Elemente handeln mag.

Das Gros der motorischen Fasern entstammt aber nicht den bisher genannten Typen, sondern kommt von Zellen (Taf. I, Fig. 2, m_5), die, unterhalb der Riesenzellen gelagert, etwa einen Halbkreis bilden (Textfig. 16), der aus meist unipolaren Elementen besteht, deren Axone peripheriewärts ziehen. Von diesen splittern sich aber, bevor sie in den Nerven selbst eintreten, zahlreiche Ästchen ab, die das Neuropil des Antennarius bilden. In diese entsenden auch die übrigen

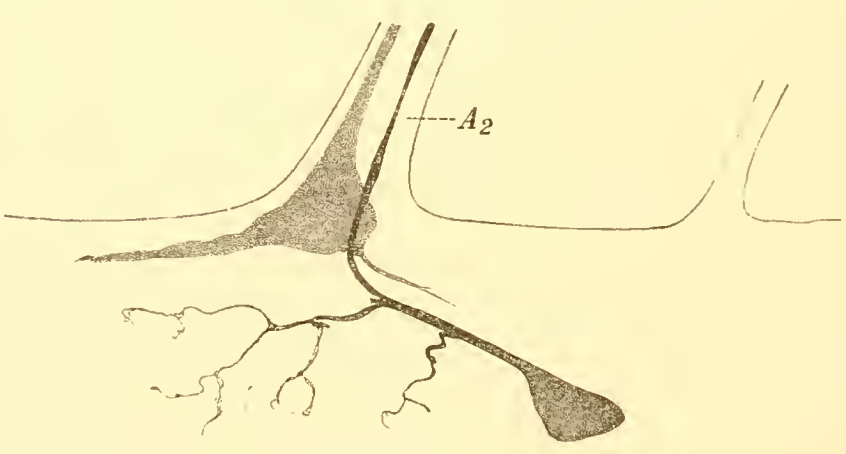
Typen Fäserchen, wie z. B. Textfig. 17 zeigt. Die Form dieser Zellen variiert stark (Textfig. 16), sie erscheinen birnförmig, spindelförmig oder auch mehr viereckig. Unter ihnen liegen Zellen, deren Axon

Fig. 16.

Zellformen an der Basis des Ant. II. major.
Es sind nur die Zellkörper gefärbt, um die Anordnung der Elemente zu zeigen.

nicht in den Nerven hinauszieht, sondern sich nach rückwärts in die Gegend der postösophagealen Querkommissur begibt; ich

Fig. 17.



Verästelung eines motorischen Axons. A_2 = Antennarius major.

vermute, daß es sich um gekreuzte motorische Fasern handelt. Darauf läßt auch schließen, daß Fasern aus den Querkommissuren kommen, die, ohne mit motorischen Zellen in Verbindung zu treten, in den Nerv sich begeben. Diese Fasern dürften dann von den

Pendants der anderen Seite herrühren. Doch ist dies nur Vermutung, da mir ein Verfolgen der Fasern durch die Kommissuren hindurch wegen ihrer tiefen Lage nicht möglich war.

Schließlich muß ich einer merkwürdigen Zelle erwähnen, die sich mit großer Beharrlichkeit einstellte. Es ist ein typisch unipolares Element (Taf. I, Fig. 2, m_6). Sie liegt fast schon dem Gehirn näher als dem Wurzelgebiet des Antennarius — da eine kontinuierliche Zelldecke vorliegt, ist diese Abgrenzung ohnedies stark willkürlich. Ich würde diese Zelle auch tatsächlich schon dem Hirn zugezählt haben, wenn nicht das Verhalten ihres Axons ihre Zugehörigkeit zum motorischen Kern wahrscheinlich machte. Der Axon geht zuerst schief nach vorn und zeigt, im dorsolateralen Neuropil angekommen, eine starke Verästelung, wendet sich scharf umbiegend nach rückwärts und steigt im Bogen zum Nerven auf. Manchmal schien es, als ob er auch noch einen Ast in das Schlundconnectiv hinein abgäbe. Da ich eine Aufsplitterung des Axons im Neuropil des Antennarius nicht beobachten konnte, sondern der Axon deutlich durch dieses hindurch zu verfolgen war, so nehme ich an, daß es sich tatsächlich um eine motorische Zelle handelt und nicht um ein Assoziationselement.

Damit wären die wichtigsten Zelltypen erschöpft — es gibt natürlich noch viel mehr Zellen, die sich aber nicht so ohneweiters charakterisieren lassen, da ihre Fortsätze keine eindeutigen Beziehungen erkennen ließen. Ich übergehe sie deshalb hier und will nur das Wenige anführen, was ich über den Kern des zweiten Antennarius finden konnte.

Er verhält sich — soweit es nach den Präparaten zu beurteilen möglich ist — wie der des ersten Nerven. Zwei Riesenzellen von triangulärer Form, bipolare und unipolare Elemente bilden eine dichtere Anhäufung. Der Unterschied liegt vornehmlich darin, daß es hier keine einstrahlenden sensiblen Fasern gibt. Auch ist das Wurzelgebiet etwas kleiner.

Wir knüpfen hier gleich die Schilderung des peripheren Verlaufs der Nerven an (Taf. II, Fig. 4). Der erste Nerv (A_2) tritt als dicker Stamm ab und läßt — wie uns schon bekannt — unter einem rechten Winkel den sensiblen Teil austreten. Dieser biegt in die Antenne um und gibt im Achselgelenk einen dünnen Ast zu den beiden blassen Sinnesborsten ab. Nachher erfolgt eine Teilung und die beiden Portionen ziehen in die Antennenäste, wobei der für den oberen (viergliederigen) Antennenast bestimmte Nerv noch den Zweig zu der Borste an der Gabelungsstelle abgibt. Der

motorische Nerv macht einen charakteristischen Bogen nach rückwärts und entläßt hierbei die Äste zu den drei großen Muskeln, die vom Rücken des Tieres zur Antennenbasis ziehen. Die zarten Nervenverzweigungen zeigen fast immer ein übereinstimmendes Bild, so daß man auch hier von einer „Topographie der innervierenden Nerven" sprechen kann. Ein Ast begibt sich an den zweiten Muskel und teilt sich in zwei Teile. Der vordere zieht an den ersten Muskel, an dessen Hinterwand er hinaufläuft, um unilateral zahlreiche kleine Fäserchen abzugeben. Der andere Ast versorgt den zweiten Muskel, wobei er eine biseriale (bäumchenförmige) Verästelung annimmt. Der dritte Muskel — zugleich der größte — erhält einen besonderen vom Hauptnerv abzweigenden Stamm. Scheinbar gehen von ihm auch noch einige separate kleine Ästchen ab. Der Hauptnerv hat jetzt schon stark an Kaliber abgenommen und tritt nun in das Grundglied der Antenne, woselbst er sich in zwei Äste teilt. Die feinere Verzweigung konnte ich hier nicht beobachten. Der zweite Nerv *(a_2)* macht ebenso wie der erste eine starke Krümmung, gibt Äste ab an die tiefliegende Muskulatur und, wie es scheint, auch an einen Muskelstreifen, der hinter dem dritten großen Abduktor gelegen ist. Der Nerv teilt sich dann in der Antenne, doch konnte ich die Verhältnisse nicht mit genügender Genauigkeit verfolgen, da der zweite Nerv in dieser Gegend gerade vom ersten überlagert wird.

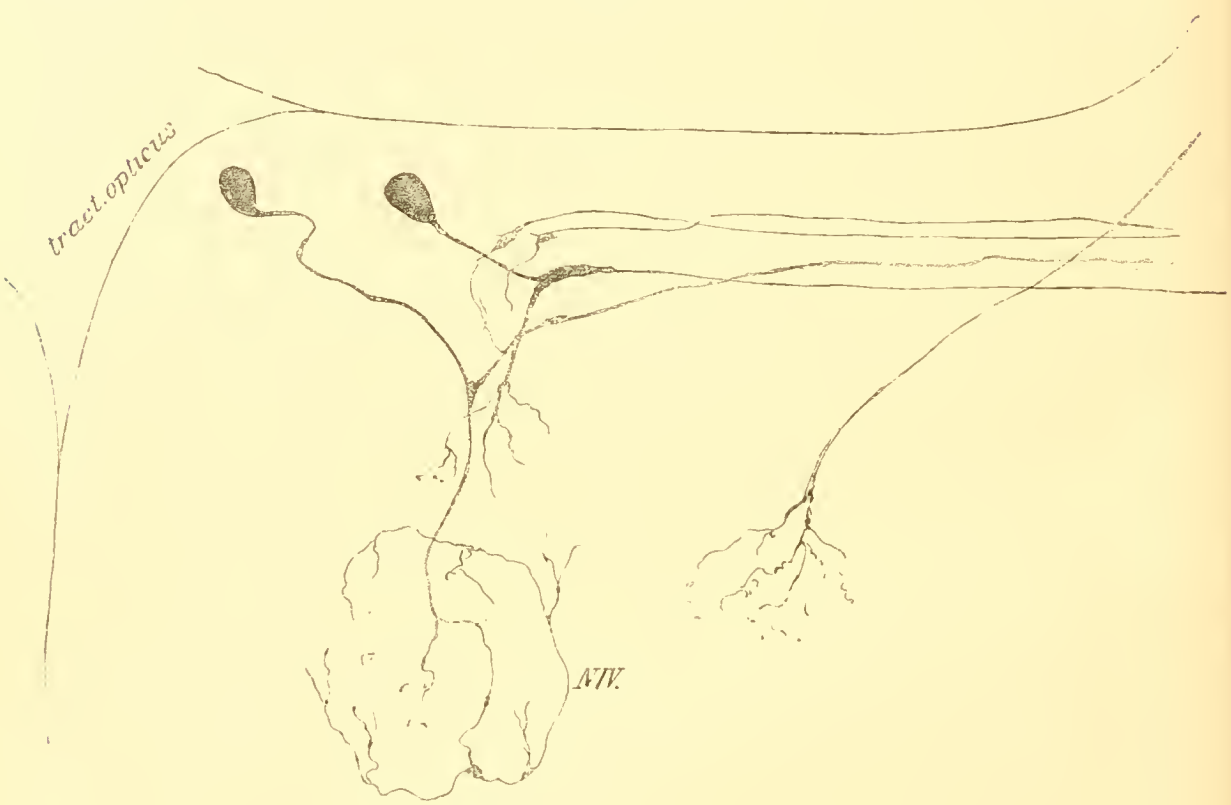
Wir haben nun alle Sinnesorgane respektive Anhänge des Kopfes besprochen, aus denen Fasern in das Gehirn einstrahlen. Wir haben hierbei absichtlich die Beschreibung zentraler und peripherer Apparate nicht geschieden, weil an unserem kleinen durchsichtigen Objekt bei der angewandten Methode sich beide Teile in einem übersehen lassen. Hierbei zeigte es sich, daß es sich überall nur um einfache Neurone handelte. Wir sagten, daß die Architektonik des Gehirnes vor allem durch die Anordnung der Neuropile bedingt sei, und tatsächlich sind wir jetzt schon nicht nur über den Aufbau dieser unterrichtet — durch Beteiligung welcher Fasern und Zellen sie zustande kommen — sondern, was interessanter ist, wir können auch über die physiologische Dignität der Gebilde einige Auskunft geben, wir wissen wenigstens die sensorischen und motorischen Partien eben durch die stete Mitberücksichtigung der peripheren Apparate abzugrenzen. Wir wissen, daß in den ventrolateralen Neuropilen *(VI)* der Sitz einer eigenartigen Form von Photorezeption ist, daß in den postlateralen Pilen Chemorezeption zustande kommt und daß sich in ihnen auch Fasern von motorischen

Zellen des Antennarius II. major einfinden. Das Medianauge sendet seine Fasern in das zentrale *(NII)* Pilem, wo sie mit motorischen und sensiblen Fortsätzen aus dem Gebiet der Ruderantennennerven zusammentreffen. Einen wichtigen Assoziationspunkt finden wir schließlich in den dorsolateralen Neuropilen *(NIV)*. Das Komplexauge sendet seine Eindrücke hierher und sie verbinden sich mit Tangorezeptionen aus der Ruderantenne; motorische Elemente andrerseits für Oculomotorius und wohl auch für die Ruderantenne erhalten von hier aus ihre Anregungen. Schließlich sahen wir, daß die Neuropilen der Antennennerven hauptsächlich von motorischen Zellen selbst gebildet werden, wozu noch feine Reiserchen aus den sensiblen Fasern der Antennennerven stoßen. Damit sind natürlich noch lange nicht alle Elemente erschöpft. Fehlen uns doch noch alle Verbindungen der Zentren untereinander und besonders mit dem Bauchmark. An die Betrachtung dieser assoziativen Elemente wollen wir nun gehen.

Assoziationsapparate. Fast in allen Methylenblaubildern tritt ein starker Faserzug auf, der aus dem Bauchmark entlang seiner dorsalen Seite heraufzieht. Er wird im Wurzelgebiet der Antennennerven von den einstrahlenden Bündeln, die mehr medial ins Hirn ziehen, überkreuzt, während er selbst lateral in das dorsolaterale Neuropil *(NIV)* sich begibt. Dies geschieht dadurch, daß die Fasern plötzlich sich ventralwärts abbiegen und in feinste Zweige sich auflösen. Ein Teil dieser Elemente macht ganz den Eindruck von sensiblen Fasern, könnte aber natürlich auch einfach „Schaltzellen" des Bauchmarkes entstammen. Allein es gibt Gründe, die mich vermuten lassen, in ihnen Teile des Schwanzborstenganglions zu sehen. Wie wir schon wissen, finden sich am Abdomen oberhalb des Darmes zwei starke, gefiederte Borsten, die mit einem starken Matrixkörper versehen sind. An der Basis liegen aber außerdem Sinnesnervenzellen, mindestens auf jeder Seite zwei. Sie innervieren die Borsten, ihre zentripetalen Fortsätze bilden den größten Teil des „Schwanzborstennervs", der beiderseits den Darm umziehend in das Bauchmark jederseits sich einsenkt. Man kann nun von hier an diese Fasern als einen blaßblau gefärbten Zug verfolgen bis in das Gehirn. Dieser Zug hält sich ganz dorsal und macht im Methylenblaupräparat, aber auch bei Alizarinfärbung den Eindruck eines ganz selbständigen Nerven, was auch Fischel bemerkt hat. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß das erwähnte Sinnesganglion direkt durch ein Neuron mit dem Gehirn verbunden ist. Hingegen ist sicher ein anderer Teil des besprochenen Bündels cerebrofugal.

Die Zellen (Textfig. 18) dieser zweiten Sorte von Fasern liegen dorsal und vor dem dorsolateralen Neuropil. Sie sind unipolar und ihr Fortsatz geht in das vorliegende Pilem, um sich daselbst aufzusplittern; von einer verdickten Stelle aber entspringt eine Faser, die in die Schlundconnective führt. Bei einer anderen Gruppe von Zellen geht der Ast, der für die Aufsplitterung bestimmt ist, zuerst auf die andere Seite über (Taf. I, Fig. $1 Z_3$). Schließlich gibt es solche Zellen (Textfig. 19), deren Axon im gleichseitigen Pilem nur schwache Ästchen abgibt, dafür ganz auf die andere Seite

Fig. 18.



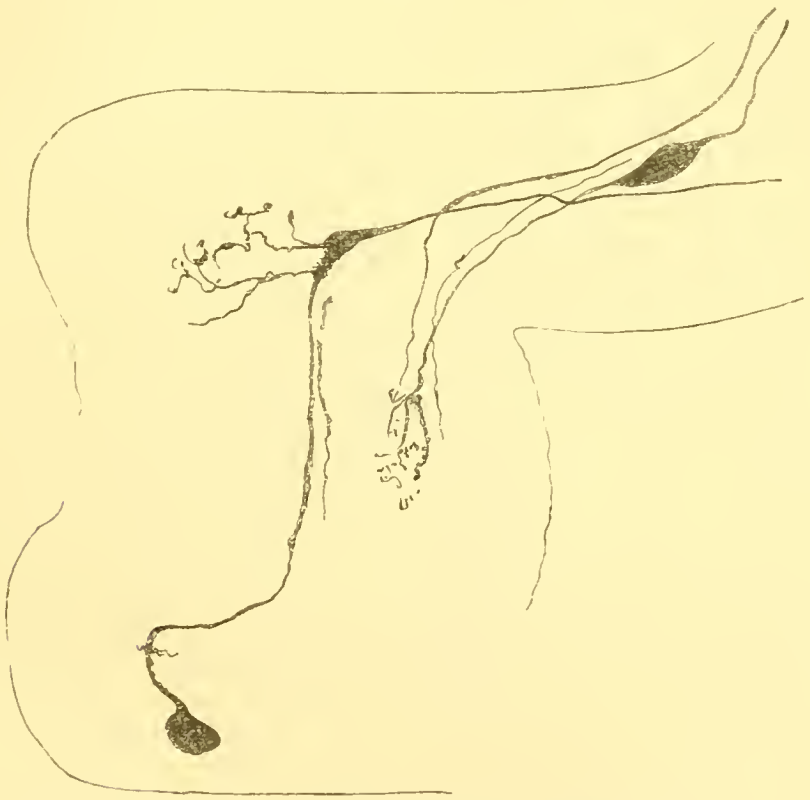
Assoziationszellen von unilateralem Typus.

überkreuzt, um nun im gekreuzten Bündel abwärts zu ziehen. Die besprochenen Elemente zeigen zu den Nerven der Antenne keine Beziehung. Wie die Endigung im Bauchstrang sich verhält, blieb mir leider verborgen, wie ja der ganze feinere Bau dieses Teiles; doch läßt sich vermuten, daß sie mit den motorischen Zentren der Fußmuskeln Verbindung gewinnen und so also die Assoziation zwischen den dorsolateralen Neuropilen und Füßen herstellen.

Anders steht es mit folgendem Zellenpaar (Taf. I, Fig. $2 Z_1$). An der vorderen Fläche des Gehirnes liegt je links und rechts eine Zelle in der Nähe der ventrolateralen Neuropile. Sie sind unipolar. Die Fortsätze ziehen in weitem Bogen scheinbar ohne Berücksich-

tigung der dorsolateralen Massen nach rückwärts, geben eine Faser in das postlaterale Neuropil ab und steigen dann gegen das Wurzelgebiet des großen Antennarius auf, in dem man sie aus den Augen verliert. Eine deutliche Aufsplitterung konnte ich zwar nicht beobachten; allein man muß eine solche wohl hier voraussetzen, da man die Zelle nicht als motorisches Element des Antennennerven ansehen kann. Übrigens ließen sich einige Male kleine Äste beobachten, die zum Neuropil des zweiten Antennarius sich begaben. Aber auch kurz nach Abgehen des Axons von der Zelle liefen kleine Ästchen

Fig. 19.



Assoziationszelle mit überkreuzenden Fasern.

ab, die sich in den Zellhaufen, welche das Neuropil des Scheitelsinnesorgans umgeben, verloren. Diese Zellen mit ihren langen, charakteristischen Fortsätzen zeigten sich fast in jedem Präparat und auch stets in gleicher Lagerung. Es handelt sich hier offenbar um die Verbindung zweier sensorischer Neuropile mit dem wichtigsten Erfolgsorgan des Körpers, der Ruderantenne.

Sehr auffallende Zellen sind die nun zu beschreibenden Assoziationselemente. Es handelt sich um zwei Paar von Zellen, die, eines vor, das andere hinter dem Zentralkörper *(N III)* liegen. Sie sind schon durch ihre Größe gegenüber den anderen in der Höhe liegenden Elementen ausgezeichnet; allerdings die Masse der Riesen-

zellen erreichen sie nicht. Sie liegen ganz in der Medianebene. Das vordere Paar (Taf. I, Fig. 2, Z_4) entsendet den Axon, der zahlreiche kleine Verästelungen zeigt, im Bogen aufwärts; er passiert die Höhe des dorsolateralen Pilems und wendet sich nun nach rückwärts, wobei er sich im Gebiet der Antennennerven stark aufsplittert; vielleicht geht aber noch ein Ast weiter in den Bauchstrang, wie es im Schema eingezeichnet ist. Das hintere Paar (Z_5) läßt den Axon — es handelt sich jedesmal um typisch unipolare Zellen — ebenfalls gerade aufsteigen; ein kleiner Seitenast verlängert sich bis in die dorsolateralen Neuropile, der Hauptteil aber biegt rechtwinkelig nach den unteren Partien der Schlundconnective um, ohne mit den Antennenneuropilen in Verbindung zu kommen. Oberhalb des ersten Paares liegen noch zwei eigentümliche zelluläre Gebilde, deren Fortsatz nach hinten gerichtet war, aber niemals weiter verfolgt werden konnte. Diese hier dem Zentralkörper anliegenden Zellen hat offenbar schon Claus gesehen und auch Samassa tut ähnlicher Dinge Erwähnung. Freilich von den Fortsätzen konnten sie auf Schnittpräparaten nichts ermitteln. Die Zellen verhielten sich auch gegenüber der Färbung recht auffallend. Es waren nämlich entweder die langen Axone gut ausgeprägt und dann fehlten die vielen feinen Verzweigungen, oder aber es verhielt sich umgekehrt. In solchen Fällen glaube ich erkannt zu haben, daß eine sehr starke Aufsplitterung in den Zentralkörper hinein erfolgte. Wenn dem so ist, so wäre wohl auch die Rolle der fraglichen Zellen — als Assoziationselemente zwischen Zentralkörper und den weiter hinten liegenden Zentren — zu verstehen. Leider war dem Zentralkörper selbst mit der Methylenblaumethode nicht beizukommen.

Hinter dem Zentralkörper, also in nächster Nähe der chemorezeptorischen Neuropile liegen noch einige typische Assoziationszellen. Eine hiervon (Taf. I, Fig. 2 Z_6) entsendet einen Fortsatz, der sich bald in zwei ungleiche Äste teilt. Der schwächere zieht aufwärts in den hinteren Teil des dorsolateralen Neuropils, der stärkere Ast biegt aber in die Schlundconnective ab, in denen er sich ventral hält. Eine zweite Zelle, die ich allerdings nicht so häufig färben konnte, sandte ihren einzigen Axon direkt in den vorderen Teil von *NIV*. Schließlich findet sich an gleicher Stelle eine Zelle (Za_7), deren Axon direkt nach rückwärts in den Bauchstrang zieht.

Wir haben uns bisher das Gehirn meist von der Seitenansicht betrachtet. Diese Lage ist es ja, die man gewöhnlich bei Untersuchung der Daphniden von selbst erhält. Um aber nun über die

Querverbindungen ein klares Bild zu bekommen, muß man das Tier auf den Rücken legen und so irgendwie fixieren; hierbei läßt sich wohl noch ein Deckglas auflegen; aber bei Anwendung einer stärkeren Vergrößerung wird natürlich das Objekt stark gequetscht und stirbt rasch ab. Daher kann man hierzu nur junge Tiere verwenden. Man überzeugt sich hierbei von dem Vorhandensein einer Kommissur, die die beiden Neuropile *IVa* und *IVb* miteinander verbindet, teils durch motorische, teils durch rein assoziatorische Axone, weiter kann man so auch das Einstrahlen der Fasern aus den motorischen Kernen der Antenne wahrnehmen. Hingegen konnte ich von einer Kommissur, die sich hinter dem Zentralkörper befindet, auf den Methylenblaubildern nichts genaues erkennen, obwohl sie sicher vorhanden ist. Ich habe sie nämlich mit größter Deutlichkeit auf Schnitten nach Bielschofsky gefärbt finden können. Ihre Zellen gehören jenen eigentümlichen kleinen Elementen an, die das *NV* umgeben (Taf. I, Fig. 1 Z_8). Es scheinen unipolare Zellen zu sein; ihr Axon geht in einer Ebene von einer Seite zur anderen und verästelt sich im gekreuzten Neuropil.

Fig. 20.

Horizontalschnitt durch den „Zentralkörper" von *Simocephalus*.
NV = Neuropil der Antenne. *md* = Medianauge.

Den Zentralkörper *NIII* haben wir schon des öfteren erwähnt, allein wir sind einer genaueren Darstellung desselben immer aus dem Wege gegangen, obwohl doch gerade dieses Gebilde zu den interessantesten des ganzen Gebietes gehört; denn es kommt nicht nur den Phyllopoden zu. Es findet sich bei allen höheren Krebsen und auch bei den Insekten. Der Leser weiß schon, daß es sich mit Methylenblau absolut nicht auflösen lassen will, und auf Schnitten ist leider eine Ermittelung etwa eintretender Fasern nicht gut möglich. — Das Gebilde (Textfig. 20) ist ein querliegender Stab, der in der Mitte etwas nach hinten ausgebogen erscheint, wie es auch der Frontalschnitt deutlich zeigt. Im Sagittalschnitt erscheint es als Kreis.

Der Körper ist im Bielschowsky-Präparat tief dunkel gefärbt so wie die Neurommatidien und erscheint von einem hellen Hofe umgeben.

An seinen beiden Seiten aber lassen sich dünne Punktsubstanzbrücken erkennen, die in den Zentralkörper hineinführen. Auch habe ich oben schon angedeutet, daß wahrscheinlich die großen Zellen zahlreiche Fäserchen hineinsenden. Hingegen kann nicht davon die Rede sein, daß das fragliche Gebilde gleichsam nur der Kreuzungspunkt zahlreicher Bahnen wäre, wie Claus anzunehmen scheint.

Es wäre nun natürlich ganz falsch, wollte man glauben, daß mit den bisher aufgezählten Zellelementen alles erschöpft ist — nicht etwa woraus das Gehirn besteht —, sondern was von diesen sich in den Methylenblaubildern fand. Eine ganze Kategorie, glaube ich, ist noch besonders aufzuführen, die wir mit Rádl als die „Lokalzellen" bezeichnen wollen. Darunter sind solche Elemente gemeint, die weder als motorisch noch sensibel, noch als typische Assoziations- oder Kommissurenzelle — je nach dem Charakter ihres Axons kenntlich — bezeichnet werden können — einfach solche Zellen, die ihre ganze Aufsplitterung in einem ihnen zugehörigen Neuropilballen finden, ohne denselben zu verlassen. Wir haben dieser intraganglionären Assoziationszellen schon im Ganglion opticum Erwähnung getan und haben ihr Vorhandensein für die *N1a, b* nachgewiesen. Wir holen jetzt noch nach, daß derartige Lokalzellen auch den übrigen Neuropilen des Gehirns zukommen, wie man zwar weniger klar aus Methylenblaupräparaten entnehmen kann, aber besonders aus den Abbildungen von Retzius, die er mit der Silberimprägnierung erhalten hat. Man kann dann aus dem Ramifikationsbereich dieser Zellen fast die Grenzen der einzelnen Neuropile entnehmen. Natürlich bezüglich des Zentralkörpers gilt dies nur vermutungsweise, da Retzius dieses Gebilde nicht beachtet zu haben scheint.

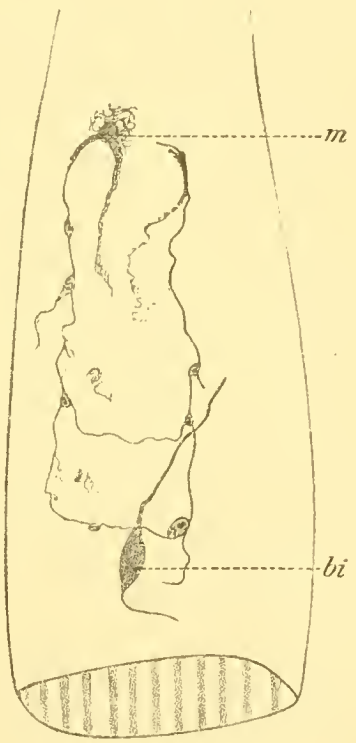
Damit haben wir aufgezählt, was sich am Gehirn ermitteln ließ, und sind dem Leser nur noch einige literarische Erinnerungen schuldig. Von Retzius haben wir schon gesprochen bei allen Befunden, die er selbst für belangreich hielt. Auch einen Antennennerven konnte er färben. Es handelt sich wahrscheinlich hierbei um unseren sensiblen Nerv. So müssen wir noch der Angaben von Fischel gedenken, auf die wir wegen einiger Abweichungen einzugehen haben. Der Autor gibt eine Abbildung, die zwar nach eigener Angabe schematisch gehalten ist, doch läßt er den Nerv der ersten Antenne hinter dem der zweiten eintreten. Der fragliche Nerv der zweiten

Antenne ist offenbar wieder der sensible. Die verdickten Stellen desselben an seinen Enden — Granulaanhäufungen — stellen die Sinnesnervenzellen vor und nicht „motorische Endplatten"; solche gibt es an den Muskeln der Cladoceren wahrscheinlich überhaupt nicht. Daß die Rückenmuskeln der Antenne auch vom Antennennerven aus versorgt werden, hat Fischel später berichtet.

Das periphere Nervensystem des Körpers.

Wir wenden uns dem Nervensystem jener Partien des Körpers zu, die hinter dem Kopfe liegen. Es käme da vor allem das Bauchmark in Betracht. Doch habe ich von demselben nur immer einige zusammenhangslose Zellen oder Fasern bekommen, die sich zu keinem Gesamtbilde ordnen. Ich verzichte daher auf ihre Beschreibung und wende mich den peripheren Apparaten zu. Da mir aber der zentrale Teil fehlt, so hat natürlich die ganze Darstellung des peripheren Systems ein Loch just an der Stelle, wo es sich zu einem sinnvollen Ganzen zusammenschließen sollte; denn tatsächlich ist man so in den meisten Fällen nicht imstande zu unterscheiden, ob sensible oder motorische Elemente vorliegen, man muß immer nur vom „Nerven" als ganzes reden und das ist unbehaglich; gleichwohl glaube ich, daß das, was ich im folgenden bringe, auch noch der Mitteilung wert ist.

Fig. 21.



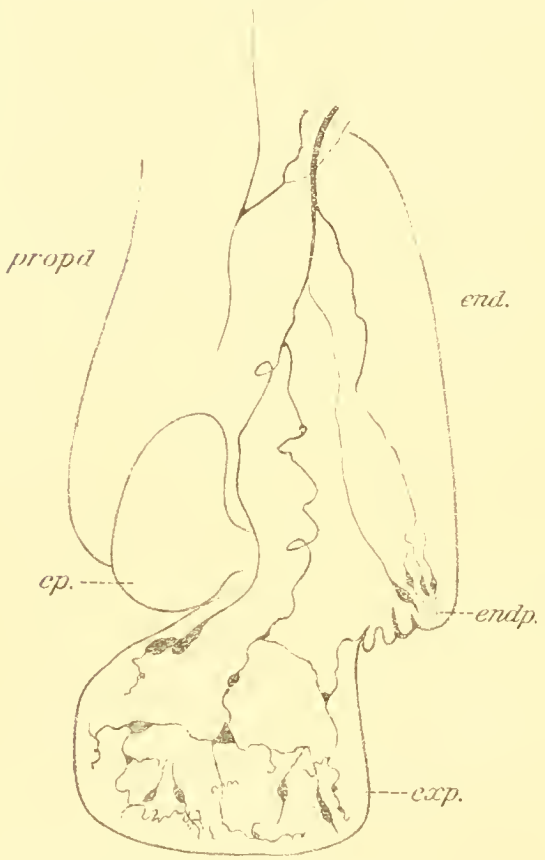
Innervierung der Mandibel. *m* = Eintritt des motorischen Nerven. *bi* = bipolare Zelle.

Es handelt sich hierbei um besondere Partien des Nervensystems; einmal die Nerven der Extremitäten und der Körpermuskeln, andrerseits die des Darmrohres und sonstiger Eingeweide, also das sympathische System.

Was die ersten anbelangt, erwähne ich die Mandibel. Sie hat ein besonderes Ganglion, aus dem ein Nerv sich zu der Muskulatur begibt, die sich teils im unteren Teile der Mandibel befindet, teils als Adduktor in einem Bündel von der Rückenkante herabsteigt. In der Mandibel fand ich mit Alizarin dünne Nervenfasern (Textfig. 21), die untereinander zusammenzuhängen schienen. Nebstdem zeigte sich mit Methylenblau darstellbar eine bipolare Sinneszelle. Die Maxillen sind bei den Daphniden rudimentär. Die darauffolgenden

Füße haben, so weit sich ermitteln ließ, eine im prinzipiellen übereinstimmende Innervierung. Ich unterscheide drei Komponenten. Motorische Fasern an die Muskeln, sensible Elemente, die zu bipolaren Sinneszellen gehören, und schließlich ein Netzwerk von Fasern, in das Zellen eingeschaltet erscheinen. Nehmen wir uns etwa den dritten Fuß als Paradigma (Textfig. 22). Wir finden an einer Extremität folgende Portionen: den Enditen mit einem Saum langer Borsten, eine an der anderen stehend; weiter den recht kleinen Endopoditen mit mehreren Borsten; den breiten Exopoditen mit zwei starken Borsten nach hinten und vielen ebensolchen an seiner Unterseite; den Epipoditen oder das Kiemensäckchen und schließlich den Basallappen oder Protopoditen. Alle die ersteren Teile hängen am Stamm der Extremität, der sie mit dem Rumpfe verbindet. Ich fand nun bei dem dritten Fuße zwei gesonderte Nerven. Der hintere sendet einen Ast aufwärts an die absteigende Muskulatur und Äste in die Gegend des Epipoditen. Ein Nerv, der sich auf den Muskeln fand, die von weiter vorn an den Fuß herantreten, scheint auch noch vom ersten Nerv herzustammen. Ich halte diesen zweiten Nerven daher für vorwiegend motoriseh. Der vor ihm liegende erste Nerv, der meist stärker war, sandte einen Ast in den Enditen. Weiter distal teilte er sich weiter in drei Äste. Einer zum Endopoditen endet in einer Anhäufung von bipolaren Ganglienzellen. Ein zweiter Ast geht entlang dem Epipodit herab bis in den hinteren oberen Teil des Exopoditen, um hier allem Anscheine nach ebenfalls mit Ganglienzellen in Verbindung zu treten. Der mittlere Ast macht zahlreiche Windungen und zerfällt, in der Platte des Exopoditen angelangt, in zahlreiche feinere Fasern, die mit dazwischengeschalteten multipolaren Ganglienzellen ein oberflächliches Netzwerk bilden, das besonders die Matrixzellen der Borsten

Fig. 22.



Dritter Fuß von *Daphnia pulex*.
end. = Endit. *endp.* = Endopedit. *exp.* = Exopodit. *ep.* = Epipodit. *propd.* = Protopodit.

dicht umzieht. Zu diesen Borsten gehören aber nicht etwa dieses Netz, sondern bipolare Zellen, die sich mit Methylenblau färben, während das Netz nur mit Alizarin zu finden war. Daher weiß ich auch nicht, ob die zentripetalen Fortsätze der bipolaren Zellen in dieses Netz eingehen oder ganz selbständig zum Zentrum eilen. Ähnlich steht es mit dem zweiten Fuß (Textfig. 23), für den ich aber nur einen Nerven auffinden konnte, ohne aber zu leugnen, daß es ihrer mehrere gibt, wie Samassa auf Grund von Schnitten haben will. Man sieht wieder motorische Äste aufsteigen und die Muskeln innervieren. Sensible Fasern mit Zellen finden sich besonders reich in dem langen Exopoditen, der mit langen Borsten ausgestattet ist. Daselbst findet sich auch wieder der Plexus. Das vierte Bein zeigt nichts abweichendes; vom ersten und fünften bekam ich die Nerven nur fragmentarisch; werden wohl auch nichts besonderes bieten. Vergleichen wir die Innervation der Füße mit der der zweiten Antenne, die ja auch als Extremität zu gelten hat, so sehen wir übereinstimmend die Abduktoren von aufsteigenden motorischen Ästen versorgt und finden als sensibles System die bipolaren Zellen wieder. Als Unterschiede aber sind zu buchen, daß die Borsten der Füße unbewegliche starre Gebilde sind, daß ihnen die „blassen Borsten" der Antennen fehlen und daß ihnen schließlich der Nervenplexus zukommt, von dem ich bei der Antenne nichts finden konnte. Diesen Plexus halte ich wegen seiner Lage — es gibt in seinem Ausbreitungsgebiet keine Muskeln — und wegen seiner Ähnlichkeit mit einem später zu beschreibenden Plexus, der in der Schalenduplikatur liegt — für sensibel.

Ich habe schließlich auch an anderen Formen, wie z. B. *Moina, Leptodora* und *Artemia,* an den Borsten der Füße die bipolaren Zellen mit Golgi nachweisen können. Was die motorischen Nerven betrifft, so hat solche Fischel schon gesehen, und in einer späteren Mitteilung erwähnt er, daß vom Ganglion des ersten Fußes mindestens sechs Nerven abgehen; fünf treten an die Muskeln der Füße und einer versorgt den ventralen Längsmuskel, der zur Bewegung des Abdomens dient.

Wir wollen nun an den zweiten Teil des peripheren Nervensystems im Körper herantreten, das den Darm versorgt. Zuerst einmal der Oesophagus mit seiner Muskulatur und jener lappenförmige Anhang, der vor dem Munde sich findet: die sogenannte Oberlippe. Das zentrale Ganglion für diesen Apparat liegt gleich hinter dem zweiten Nerv der Antenne (Textfig. 23); aber nicht an der dorsalen Seite, sondern an der ventralen erhebt sich ein kleiner

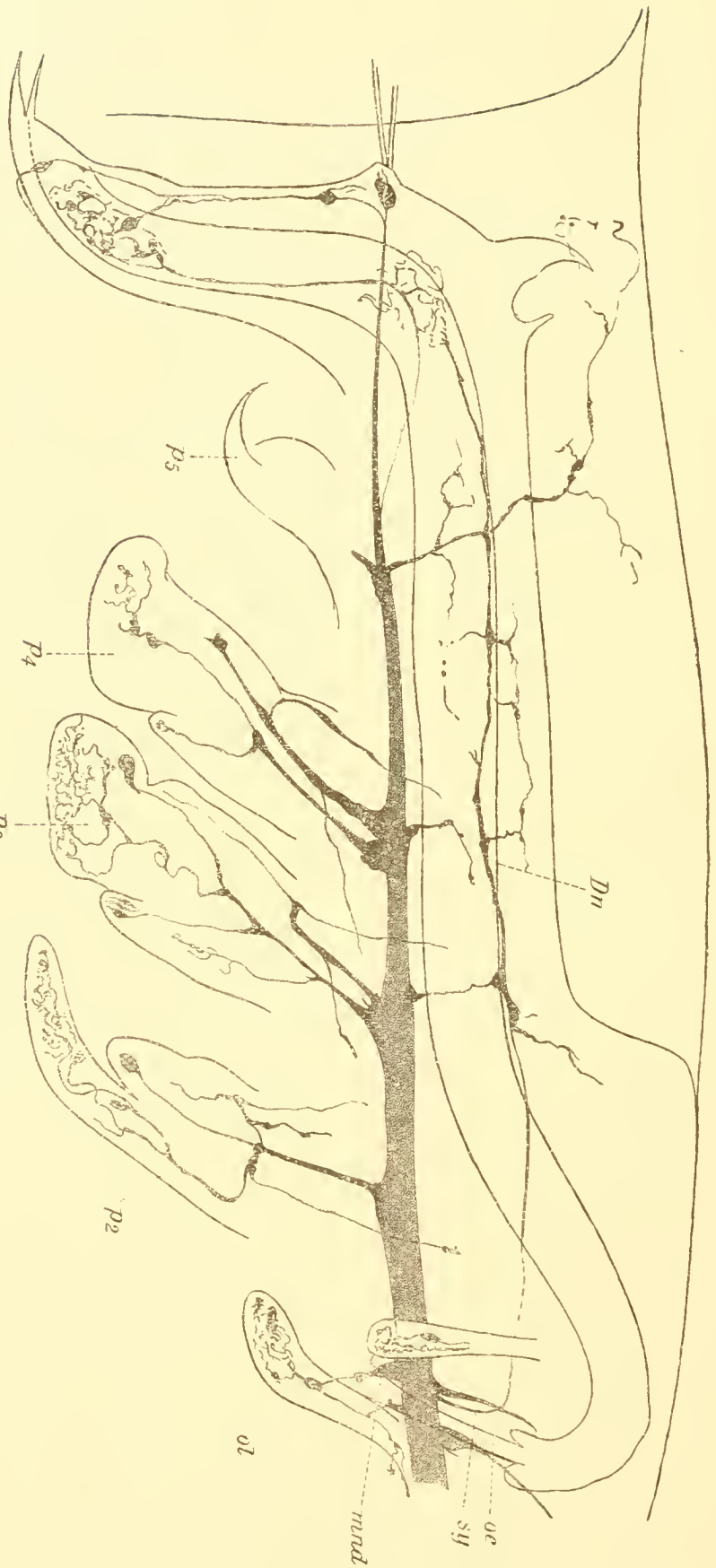


Fig. 23.

Übersicht über das periphere Nervensystem des Körpers.
ol = Oberlippe. *mnd* = Mandibel. *oe* = Oesophagus. p_2, p_3, p_4, p_5 = zweiter—fünfter Fuß. *Dn* = Darmnerv. *sg* = Ursprung des Darmnerven (?).

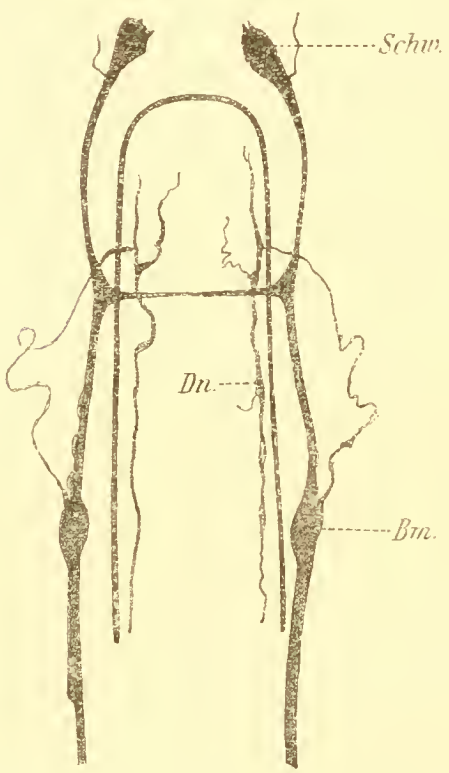
Vorsprung, der eine größere Zahl von bipolaren Ganglienzellen enthält. Einige unipolare Zellen entsenden Fortsätze nach vorn; aus diesem

Ganglion zieht ein Nerv herab, der selbst aber zahlreiche, soweit ich mit Methylenblau sehen konnte, bipolare Elemente enthält. Er umgreift jederseits den Oesophagus und schließt sich unter demselben in der Oberlippe zum Ring; dieses unpaare, vor dem Oesophagus gelegene Stück enthält eine größere Zahl von Ganglienzellen, wie schon Cunnington bei *Simocephalus* auf Schnitten sehen konnte. Von diesem Nerven, resp. seinen Ganglienzellenanhäufungen gehen Fasern ab, die zum Teil an den Oesophagus herantreten, der eine Ringmuskulatur zeigt. Am Oesophagus finden sich aber auch verstreut Ganglienzellen, die multipolaren Charakter aufweisen. Ich habe allerdings nicht viele dieser Zellen sehen können. Allem Anscheine nach hängen sie auch mit den Fasern zusammen, die aus der Oberlippe an den Darm herantreten. In der Oberlippe selbst breiten sich die Nerven von dem medianen Ganglion des unpaaren Stückes nach vorn und hinten aus. Die Fasern, die in den distalen Teil der Oberlippe ziehen, bilden daselbst einen Plexus, in den, nach dem Alizarinbilde zu schließen, vielleicht auch Zellen eingeschaltet sind. In der Oberlippe finden sich teils große Drüsenzellen, teils muß es sich um einen Sinnesapparat handeln, der vielleicht in dem zarten Borstenbesatz sein Organ hat. Wahrscheinlich hat der Plexus einen kurz geschlossenen Reflexbogen zu versehen, irgend eine Art von Chemorezeption findet statt und dazu als Erfolgswirkung wird Sekretion bewirkt. Die proximalwärts ziehenden Fasern treten teils an den Oesophagus selbst, teils gehen Äste an die Dilatoren des Oesophagus und an den in dem obersten Teil der Lippe inserierenden Elevator labii, der aus der Gegend der Leberhörnchen beiderseits über das Gehirn herabsteigt. Ob am Oesophagus selbst ein Plexus vorhanden ist, konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln, da die Durchsicht zu trüb ist, doch dürfte es nach den Befunden in anderen Darmteilen zu bejahen sein.

Auch das übrige Nervensystem des Darmes steht mit den Zentralpartien in Zusammenhang. Ich konnte an mindestens drei Stellen — es war an den Ganglien der drei hinteren Füße — sehen, wie Nerven sich zum Darm hinaufzogen (Textfig. 24), sich daselbst stark verästelten, wobei es zu einer Plexusbildung kam (Textfig. 23). In diesem Plexus ließ sich als dickerer Ast ein von hinten nach vorn verlaufender Nerv herausheben — der Darmnerv Fischels —, dessen auch schon Leydig und Claus Erwähnung tun. Oberhalb dieses befand sich aber ebenfalls ein Netz, das schließlich in die Wände des Brutraumes hineinzog und daselbst noch kleinmaschiger wurde. Dieses letztere Netz hat auch schon Fischel gesehen. Des-

gleichen erwähnt er abzweigende Nerven, die von vorn und hinten an das Herz herantreten. Sie sollen dortselbst an Ganglienzellen herantreten, die ich aber nicht finden konnte. Doch ist aus physiologischen Gründen ihr Vorhandensein nicht unwahrscheinlich. Dieser Darmnerv ist nun gerade an seinem vorderen Ende ziemlich stark bricht aber in den alizarinen Färbungen, etwa in der Gegend unterhalb des Herzens hinter der Mandibel unvermittelt ab. Bis in diese Gegend aber konnte ich in Methylenblaupräparaten einen Nervenstamm verfolgen, der unmittelbar vor dem Antennarius minor aus dem Schlundconnectiv austritt und sich plötzlich im Bogen nach rückwärts gegen die Mandibel wendet. Ich glaube, daß dieser Nerv mit dem Darmnerv zusammengehört (Textfig. 23, *sy*).

Fig. 24.



Verbindung zwischen Darmnerv *(Dn.)* und Bauchmarkganglion *(Bm.)*. *Schw.* = Schwanzborstenganglion. Von oben gesehen. (Alizarin.)

Das hintere Ende des Darmnervs löst sich an der Umknickungsstelle des Darmes in einen dichten Plexus auf. Aus diesem Plexus, den auch schon Fischel gefunden hatte, lassen sich Äste gegen den Enddarm weiter verfolgen. Auch letzterer zeigt einen Plexus, aber so viel mir scheint, etwas anderer Art. In den bisher bezeichneten Plexusbildungen konnte ich keine Zellen mit Sicherheit auffinden. Hingegen ist der Plexus des Enddarmes aus Ganglienzellen und ihren Fasern gebildet (Textfig. 25). Die Zellen, die hier der Muskelschichte des Darmes aufliegen, sind fast alle tripolar und durch ziemlich viel Fasern untereinander verbunden. Andere Fasern aber gehen nicht mehr an Zellen, sondern teilen sich in Fäserchen auf; ob diese nun auch wieder ein Netz bilden, das dann die einzelnen Muskelfasern umspinnen würde, weiß ich nicht; doch scheint es mir nicht wahrscheinlich, da die Bilder sehr distinkt waren und gleichwohl ein Netz dieser feinsten Fäserchen nicht bemerkt werden konnte. In diesem Terminalplexus war gemäß dem Verlaufe der Muskelfasern eine gewisse streifenartige Anordnung nicht zu verkennen, während der Grundplexus keine Art

von Orientierung in seinen Elementen aufwies. In diesen Grundplexus gehen nun, wie schon angeführt, Fasern aus dem weiter oben liegenden Plexus ein; aber außerdem tritt noch ein eigentüm-

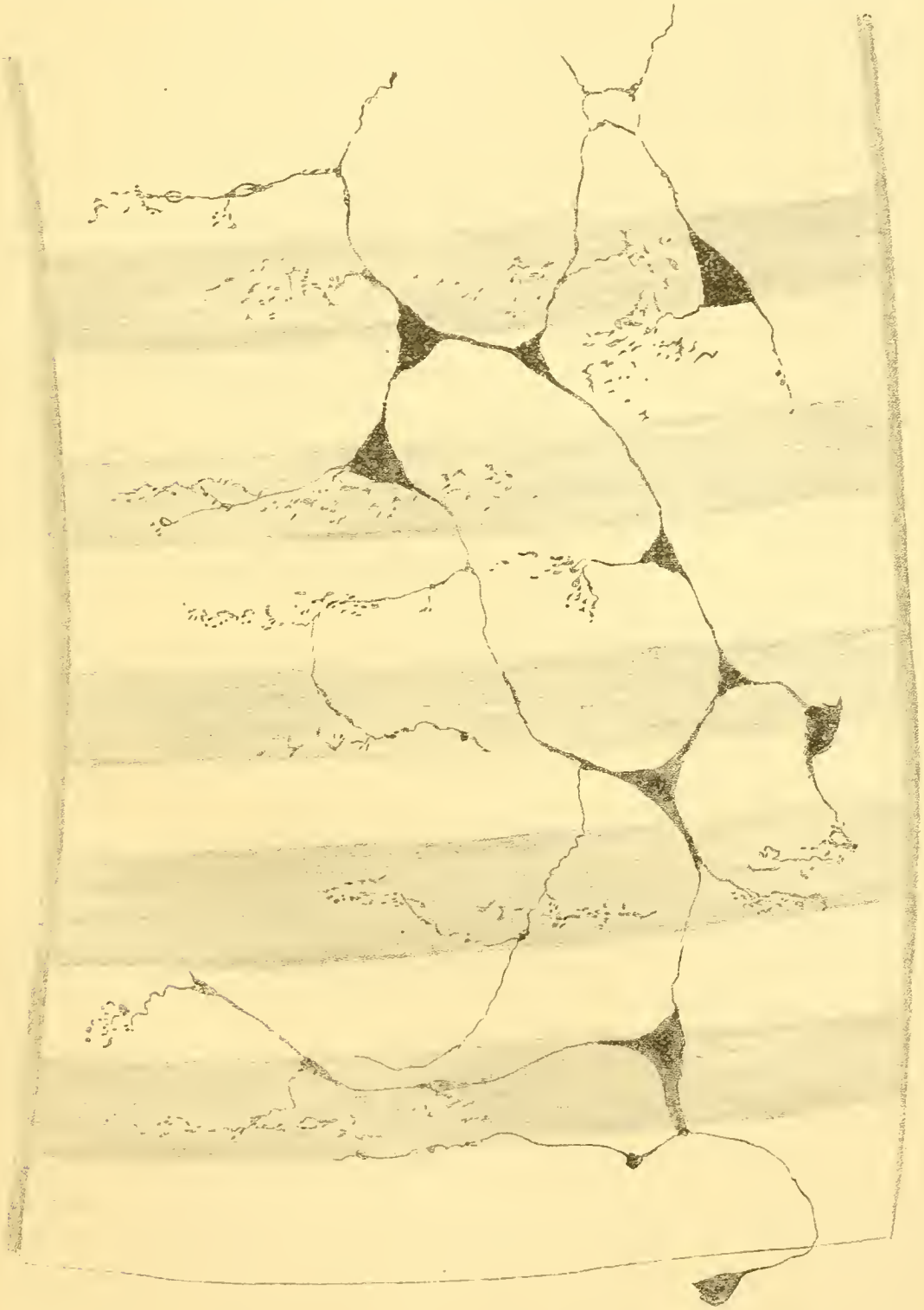


Fig. 25. Plexus der Constrictoren des Enddarms (Methylenblau). Obj. 7. Oc. 4.

liches Fasersystem hinzu. Kurz vor dem Schwanzborstenganglion geht von dem Nerv auf jeder Seite je eine dünne Faser ab, die bald darauf ein Stückchen unter dem Ganglion in eine meist tri-

polar aussehende Zelle führt. Ein kleiner Fortsatz dieser steigt gegen die Basis der Borsten hinauf, verzweigt sich daselbst, geht wahrscheinlich noch höher hinauf und gewinnt vielleicht Zusammenhang mit den schon früher geschilderten Plexusbildungen. Der dritte Fortsatz der Zelle steigt am Oberrand des Abdomens hinab und teilt sich; der eine Ast führt in eine bipolare Zelle, deren zweiter Fortsatz nun in dem Grundplexus verschwindet; der andere Ast geht ebenfalls zu einer bipolaren Zelle, die nur weiter distal, fast am Anus liegt. Der zweite Fortsatz dieser Zelle umgreift den Darm, seine Endigung konnte ich nicht feststellen. Schließlich geht auch entlang dem Rand des Abdomens, der mit starken Dornen besetzt ist, ein dünner Zweig dieses Fasersystems. Noch möchte ich erwähnen, daß die ersterwähnte, „tripolare" Zelle wahrscheinlich nur bipolar ist; denn ich habe sie einige Male als solche gefunden und es ist die Verbindung mit dem Schwanzborstennerv nicht nur eine Faser, sondern ein Bündel solcher, gebildet auch aus den zentripetalen Fortsätzen der beiden anderen bipolaren Zellen. Daraus kann man schon entnehmen, daß diese Zellen wahrscheinlich sensibel sind, während der zellenhaltige Grund- und Terminalplexus des Enddarmes eher motorisch ist.

Damit haben wir den descriptiven Teil unserer Arbeit erledigt und wollen noch einige physiologische Erwägungen anstellen, bevor wir zu einer Zusammenfassung und Vergleichung mit anderen Arthropoden gehen.

Physiologische Bemerkungen.

Ist für die histologische Untersuchung die Kleinheit des Objekts vielfach ein günstiges Moment, so ist dieser Umstand gerade für Untersuchungen über die Physiologie des Nervensystems hinderlich, da sich Exstirpationen und darauf basierende Experimente nur schwer ausführen lassen. Die Versuche, die ich hierin unternommen habe, sind nur allererste Orientierungen. Aber einiges bringt auch die biologische Beobachtung der Tiere.

Wir haben gesehen, daß die Neuropile im Gehirne teils aus Fasern bestehen, die gleicher Provenienz waren, teils treffen sich in einem Pilem Elemente heterogenster Art. Homogen waren in diesem Sinne die Neuropile *Ia, b*, *Va, b* und natürlich die optischen Ganglien. In *NIVa, b* hingegen finden sich optische Fasern und Fasern mit Tangorezeptionen aus der zweiten Antenne. Wir haben gesehen, daß sich aber auch motorische Fasern daselbst ausbreiten: solche für den Oculomotorius und auch für die zweite Antenne.

Diese beiden Apparate — das Auge und die zweite Antenne als der wichtigste Lokomotionsapparat — werden also auch physiologisch miteinander eng verknüpft sein, wie man tatsächlich auch findet. Zuerst hängen einmal Auge und Oculomotorius innig durch einen einfachen Reflex zusammen. Durch eine Reihe von Versuchen, die Rádl und später auch Ewald und C. Hess angestellt haben und die man leicht nachprüfen kann, wissen wir, daß das Auge der Cladoceren sich in stereotyper Weise gegen das Licht einstellt, daß es mit seinem Apex stets die Lichtquelle zu fixieren sucht. Nimmt man daher eine *Daphnie* unter leichten Deckglasdruck, so daß sie sich nicht mehr frei bewegen kann, und hat sie ursprünglich die Stellung, die wir als die normale bezeichnen — der Scheitelpunkt des Auges sei gegen die Lichtquelle gerichtet —, so wird man bei Drehung des Objektträgers folgendes beobachten: Das Auge dreht sich entgegengesetzt der Körperdrehung, sucht seine alte Orientierung im Lichtraume aufrecht zu erhalten. Hierbei wird natürlich eine Muskelgruppe sich kontrahieren, die antagonistische erschlaffen müssen. Ewald gibt an, daß nach einer Drehung von 45—60° die Kontraktion des Muskels seine höchste Grenze erreicht und das Auge also der weiteren Drehung folgen muß und das Licht nicht mehr fixieren kann. Diese Zone, in der keine Kompensationsbewegung des Auges sich einstellt, erstreckt sich etwa bis 180—280°. In diesem Intervall stellt sich plötzlich eine Drehung des Auges nach der entgegengesetzten Seite ein, so daß das Licht wiederum fixiert werden kann. Hierbei ist natürlich der früher kontrahierte Muskel erschlafft, sein Antagonist aber geht in maximale Kontraktion über. Bei weiterer Drehung ergibt sich schließlich wieder die Ausgangslage, die dadurch charakterisiert ist, daß alle Muskeln gleichmäßige Kontraktion zeigen, was man als Normallage zum Licht bezeichnet. Diese sucht das Tier immer einzuhalten, was ihm in ungefesselter Lage durch Bewegungen der zweiten Antenne gelingt. Wir haben hier also zweierlei: Zuerst den Reflexbogen vom Auge zum Oculomotorius und andrerseits vom Auge zur zweiten Antenne. Wir haben ja oben gezeigt, inwiefern für beides die anatomische Grundlage vorhanden ist. Um was es sich hier handelt, ist also einmal die Orientierung zuerst des Auges und hernach des ganzen Körpers im Lichtfelde, die durch im Nervensystem vorgebildete Bahnen vermittelt wird. Man darf damit nicht verwechseln die Orientierung der Bewegung der *Daphnien*, sobald man sie durch Änderungen der Lichtintensität oder Richtung reizt. Hierbei kommen dann die sogenannten Phototropien zustande, die, wie man

schon aus obigem ersehen kann, nicht etwa durch eine direkte Beeinflussung der Plasmaspannung des Körpers erklärt werden können. Wenigstens bei den *Daphniden* handelt es sich um durch Reflexe vermittelte Vorgänge. Hierbei spielt aber noch der Adaptionszustand eine entscheidende Rolle. Auch glaube ich, daß das Scheitelsinnesorgan, dem wir oben aus histologischen Gründen eine Lichtsinnesfunktion zugeschrieben haben, hierbei eine Rolle spielen mag, wie ich aus einigen Experimenten schließen möchte, in denen ich mit einer heißen Nadel die Fornixpartien zerstört hatte. Doch sind schon die Bewegungserscheinungen im normalen Zustande kompliziert, so ist der Ausfall eines solchen Experimentes zu vieldeutig.

Hat man eine größere Zahl von *Daphnien* in größeren Becken, so sieht man sie in kleinen Perioden auf- und absteigen, den Rücken der Lichtquelle zugekehrt. Ewald hat sich mit diesen „Lokomotionsperioden" genauer beschäftigt. Sie kommen dadurch zustande, daß auf eine Reihe kräftiger Antennenschläge, durch welche der Körper dem Lichte zugeführt wird, eine Pause folgt, während welcher der Körper der Gravitation allein überlassen bleibt, die ein kurzes Absinken bewirkt. Diese Perioden gesteigerter Lokomotion und darauffolgender Bewegungspausen laufen in größter Regelmäßigkeit ab, wofür die Diagramme, die Ewald erhalten hat, sprechen. Ich habe nun solchen *Daphnien* das Auge teils durch Druck, teils durch Ausbrennen mit einer heißen Nadel zerstört. Es ist dies eine recht mühselige Operation, da man wegen der Kleinheit und Unruhe des Objektes meist andere Organe mitzerstört. Ich habe mich unter dem Mikroskop mit Objektiv 7 überzeugt, ob auch alle Teile des Auges zerstört, daß vor allem die Sehstränge zerrissen sind; andrerseits aber auch das Gehirn wenigstens in seinen hinteren und unteren Partien keine Verletzung aufweise, während die Neuropile *IV a, b* wohl immer verletzt waren. An solchen Exemplaren war nun erstens jede Orientierung zum Licht verloren und zweitens zeigten sie nicht die charakteristischen Lokomotionsperioden, sondern die zweiten Antennen machten ununterbrochen Ab- und Adduktionen ohne Ruhepause. Unmittelbar nach der Exstirpation des Auges hielten sich die Tiere meist am Boden des Gefäßes, später aber stiegen sie auch in die Höhe, nach rechts, nach links ununterbrochen mit den Antennen schlagend, manchmal im Kreise sich bewegend usw., während normale Tiere, die ich gleichzeitig in dasselbe Becken gab, nach Abklingen der Erschütterungsreize ganz das normale Verhalten zeigten. Nach

einer Stunde allerdings lagen die Tiere meist am Boden und die Antennen machten nur hie und da einen Schlag. Unter dem Mikroskop aber konnte man sehen, daß sich die Muskeln der Antenne in konvulsivischen Zuckungen befanden. Ich denke mir, daß man hieraus etwa folgenden Schluß ziehen darf. Die Neuropile *IVa, b* wirken regulatorisch auf die motorischen Zentren der zweiten Antenne. Die Bewegung dieser unterliegt also der Einwirkung zweier Zentren, eines primären, den motorischen Kernen der Antenne an den Schlundkonnektiven, und eines sekundären, das entweder die Neuropile *IV* selbst sind oder in diesen seinen Sitz hat. Das erste Zentrum wirkt offenbar auf die Antenne in derselben Weise, wie die Ganglien der Bauchkette, die den übrigen Extremitäten zugeordnet sind. Diese — wenn wir von Mandibeln und Maxillen absehen — zeigen ein rhythmisches Schlagen von hoher Frequenz, man bezeichnet es gewöhnlich als Atembewegung, da sich an den Füßen die sogenannten Kiemensäckchen befinden. Gleichgiltig ob diese eine solche respiratorische Funktion besitzen oder nicht, so läßt sich sagen, daß ihre Bewegung durch den Bau ihrer zugehörigen Ganglien bedingt ist. Ebenso wird es sich mit der zweiten Antenne verhalten; auch ihr motorischer Apparat würde für sich allein ein rhythmisches Schlagen zur Folge haben. Aber die Antenne ist als Lokomotionsorgan außerdem dem Neuropil *IV* und damit dem Komplexauge unterstellt und dieses wirkt nun so ein, daß die Lokomotion von Pausen unterbrochen wird, wodurch die Lokomotionsperioden Ewalds zustande kommen.

Das Auge hat ja auch sonst im Tierreich die „Kardinalfunktion der Regulation von Bewegungen“ und wir haben dies hier im besonderen gesehen. Wir erinnern uns aber, daß unsere Tiere nebst dem Komplexauge noch das Medianauge besitzen und außerdem das Scheitelsinnesorgan, für das wir ebenfalls optische Qualitäten angenommen haben. Auch haben wir die Verbindungen des zentralen Neuropils *NII* mit den Neuropilen der motorischen Zentren gezeigt. Zugleich müssen wir annehmen, daß wir wahrscheinlich bei einer Exstirpation des Auges auch den Nerv des Scheitelsinnesorganes verletzt haben. So wird hierdurch die Sache eigentlich wieder unentschieden, da es jetzt auch das Neuropil *III* sein könnte, von dem die Regulation, wenn auch wohl nicht allein, so doch zum Teil ausgeht.

Doch möchte ich einiges anführen, was dafür sprechen könnte, daß eher die *NIVab* die regulatorische Funktion ausüben. Ich meine zuerst einmal die auffällige Endigungsweise der tangorezep-

torischen Fasern der zweiten Antenne in *NIV*. Diese Fasern kommen, wie wir schon wissen, von den langen „Ruderborsten". Gewiß werden die Borsten eine mechanische Funktion haben, die darin besteht, die Ruderfläche der Antenne zu vergrößern; aber der Umstand, daß diese Fiederborsten gelenkig mit dem Stamm der Antenne verbunden sind und gegen diesen bewegt werden können, läßt darauf schließen, daß die bei einem Antennenschlag erfolgte Verschiebung der Borsten auch ein Maß abgibt für die Wucht des Antennenschlages selbst und daß diesen Effekt der ausgeführten Bewegung dem Regulationszentrum zu übermitteln vor allem der Hauptzweck der besprochenen rezeptorischen Bahn ist. Wollte man experimentell vorgehen, so kann man wieder keine eindeutige Antwort erhalten, da man die mit der Entfernung der Borsten eintretende Störung sowohl auf Rechnung der verloren gegangenen Bewegungsempfindlichkeit setzen kann, als auch einfach auf Alterierung des mechanischen Teils des Ruderapparates selbst.

Wir haben ferner erwähnt, daß die Schwanzganglien Fasern wahrscheinlich bis in *NIV* senden. Wenn man die Schwanzborsten an der Basis entfernt, so daß nur ein Stumpf übrig bleibt, so treten auffällige Bewegungsstörungen ein, die sich aber nach einiger Zeit wieder ausgleichen. Die Tiere schlagen stark mit den Antennen, überstürzen sich hierbei, kommen auf den Rücken zu liegen und in dieser Lage bewegen sie sich am Boden des Gefäßes, den Kopf nach abwärts, das Abdomen in die Höhe. Nach einiger Zeit — etwa 15 Minuten — hatten sich die Lage und teilweise die Bewegung wieder in wenigstens scheinbar normale verwandelt. Zerstört man aber auch die Basis der Borsten mitsamt dem Ganglion, so tritt keine Reparation des normalen Zustandes mehr ein. Daraus schließe ich, daß auch der Schwanzganglienapparat mit der Regulation der Bewegung resp. Equilibrierung des schwimmenden Tieres etwas zu tun hat.

Direkt motorische Zellen für die Antenne haben wir im Gehirn selbst eigentlich nicht gefunden, wohl aber erstreckten sich Fortsätze der Zellen ins Gehirn zu *NIII*. Zerstört man nun das ganze Gehirn, so tritt gewöhnlich sofort eine Adduktion der Antennen ein, die Längsmuskeln des Körpers kontrahieren sich krampfartig, so daß der Körper ganz nach vorn gedrückt wird, die Füße setzen mit ihrer Bewegung aus. Dieser Zustand löst sich aber wieder, indem sich der Körper nach einiger Zeit wieder streckt, die Füße beginnen nach einigen arhythmischen, konvulsivischen Zuckungen wieder rhythmisch zu schwingen, die Antennen aber

bleiben meist in Ruhe, teils in Abduktions-, teils in Adduktionsstellung, nur hie und da einzelnes Schlagen. Die Wirkungen auf den hinteren Teil des Körpers sind daher als Shock aufzufassen. Aber bezüglich der Antenne kann man vielleicht hieraus folgendes ableiten. Zerstört man die *NII*, so tritt das oben beschriebene, von keinen Lokomotionspausen unterbrochene Schlagen ein, weil nach unserer Meinung das hemmende Regulationszentrum zerstört ist. Läge dieses im jetzt zerstörten unteren Teil des Gehirnes und wäre dasselbe aber auch durch die Ungenauigkeit der Operation schon im ersten Falle mit zerstört worden, so sollte auch bei Vernichtung des hauptsächlich unteren Teiles des Gehirnes dieses ununterbrochene Schlagen der Antenne eintreten, was aber nicht der Fall ist. Zwingend sind freilich alle diese Überlegungen nicht, da wir über die gegenseitige Beziehung der Zentren — was ihr Zusammenarbeiten betrifft — keine Vermutung vorerst aufstellen können, wobei wir auch bedenken müssen, daß ja die zugrunde liegenden anatomischen Verbindungen sicherlich viel komplizierter und mannigfaltiger sein werden, als sie uns auf Grund unserer obigen ersten Entwirrungsversuche erscheinen mögen. Und obwohl man von allem Anfang überzeugt ist, daß man aus den „vielleicht", „könnte" oder „dürfte" bei einem solchen physiologischen Versuch nicht herauskommt, so zwingt es uns doch immer wieder, uns über die Funktion der einzelnen gefundenen anatomischen Gebilde eine Vorstellung zu machen. Schwierigkeiten bereitet noch der Umstand, daß sich eigentlich nicht entscheiden läßt, hat man es mit einer Ausfallserscheinung zu tun oder ist es nur Reizwirkung. Denn die Tiere konnte ich nach irgend einem Eingriff nicht länger als etwa einen Tag am Leben erhalten, und ob dies genügt, daß die Shockwirkung abklingt, ist zweifelhaft.

Wenn man versuchen wollte, weiter rückwärts hinter dem Gehirn Verletzungen zu setzen, so ist es unvermeidlich, hierbei auch die Muskulatur zu zerstören, wodurch jede Reaktionsbewegung vereitelt wird.

Ein merkwürdiges Kapitel bilden schließlich die Bewegungen des Herzens und die Peristaltik des Darmes. Die Pulsationen des sackförmigen Herzens vollziehen sich bekanntlich sehr rasch, hängen auch ihrer Frequenz nach von der Temperatur ab, wie Knoll zeigt. Da sich Nerven zum Herzen begeben, wie Fischel beschrieben hat, so glaubte ich durch Zerstörung des zentralen Systems Einfluß auf das Herz erzielen zu können. Es scheint dies möglich zu sein. Denn z. B. durch einen Schnitt unterhalb der Antenne erfolgte plötzlich Stillstand der Pulsation. Ein andermal begann ein Herz,

das in Systole geendet hatte, bei Zerschneidung des Darmes — wobei auch der Darmnerv und Plexus zerstört wird — in rascher Folge zu schlagen. Aber ich konnte dies nicht immer erzielen. Die einzelnen Ergebnisse widersprechen sich zu sehr. Wahrscheinlich hat wohl das Herz ein eigenes automatisches Zentrum, das aber der Beeinflussung durch das Zentralnervensystem unterliegt.

Daß hingegen der Darm für seine Peristaltik in dem Ganglienzellenplexus ein automatisches Zentrum besitzt, kann man wohl mit Sicherheit behaupten, wenn es auch — worauf ja der Zusammenhang mit dem Bauchmark hinweist — zentraler Beeinflussung zugänglich ist.

Die Muskulatur, die für die Bewegung des Darmes in Betracht kommt, sind: Ringmuskeln, spärlicher ziehende Längsmuskelfäden und am Oesophagus und Rectum besondere Dilatores. Am Darm beobachtet man nicht jene schwingende Bewegung, wie man sie bei Copepoden finden kann, sondern er zeigt nur peristaltische Wellen. Aber diese Wellen laufen zumeist nicht von vorn nach hinten, sondern gehen vom Rectum aus, wo sie die stärkste Amplitude haben. Hier wird das Lumen unter Einfluß der Dilatoren weit ausgezogen, aber auch so kontrahiert, daß es ganz verschwindet, denn auch die Sphinkteren sind mächtig. Im mittleren Darmteil verlaufen die Wellen nur als ganz schwache Kontraktionen der Längsmuskulatur. Eine starke Bewegung hingegen tritt uns wieder im Oesophagus entgegen; hier zeigt die Peristaltik ihre normale Richtung. Der Oesophagus ist gewöhnlich geschlossen und nur beim Schlucken bildet sich eine Erweiterung, die nach rückwärts läuft bis zur cervixartigen Einmündung in den Mitteldarm. Also im Oesophagus herrscht Peristaltik; in der übrigen Darmregion vom Rectum ausgehende Antiperistaltik. Letztere vermag gleichwohl den Darminhalt nach rückwärts zu schieben und schließlich zur Defäkation zu bringen.

Ähnliches zeigte Alexandrowicz vom Darm der Dekapoden. Auch er fand zu seinem Erstaunen Antiperistaltik. Zur Erklärung der rückwärtsschiebenden Wirkung einer solchen verweist er auf Untersuchungen Biedermanns über die Peristaltik der Schneckensohle. Allein uns interessiert die Frage, wie hängen diese Bewegungen mit dem Nervensystem zusammen?

Unsere histologischen Mitteilungen geben uns die Antwort; der Oesophagus hat für seine Saugbewegung einmal ein zentral gelegenes Gebiet, das retroösophageale Ganglion, und ferner an peripheren Teilen: die Ganglien im Oberlippennerven und die davon

ausgehenden Fasern und schließlich Ganglienzellen, die am Oesophagus selbst zu liegen scheinen. Wo wird hier nun die Bewegung ausgelöst und wie wird sie weitergeleitet? Es ist wahrscheinlich, daß die Schluckbewegung durch Reize, die auf die Oberlippe — wir sahen an ihr haarförmige Borsten und einen reichen nervösen Plexus mit Zellen — ausgeübt und von hier durch das Ganglion der Oberlippe auf den Darm übertragen werden, ihre Auslösung findet. Vielleicht ist hieran auch die Mandibel beteiligt — bipolare Sinneszellen weist sie auf —, da sie gleichzeitig mit der Schluckbewegung ihre eigentümlich mahlende Bewegung zeigt. Ob nun der zentrale Anteil des Nervensystems auch als bedingend eingreifen muß, kann ich leider nicht sagen. Nur das eine ist zu melden, daß bei Exstirpation des Gehirnes die Peristaltik des Oesophagus außerordentlich stark wird. Ob das als eine Aufhebung einer zentralen Hemmung zu deuten ist oder als Reizerscheinung, weiß ich nicht zu sagen.

Was den Teil des Darmes anlangt, in dem die Antiperistaltik herrscht, so wissen wir, daß er im Rektum einen Ganglienzellenplexus enthält, daß der Mitteldarm aber — so weit ich finden konnte — von einem Faserplexus versorgt wird, der vom Darmnerven ausgeht. Beide hängen miteinander zusammen und haben mehrfache Beziehungen zum Zentralnervensystem. Trennt man den Hinterkörper so ab, daß sicher zum Bauchmark keine Verbindung mehr besteht, so zeigt vor allem das Rektum sehr heftige Bewegungen, die auch — falls der Darm gefüllt ist — zu einer normalen Defäkation führt, so daß also auch in dem abgeschnittenen Stück der Darminhalt sich ganz normal von der Schnittstelle weg zum Anus bewegt. Daraus folgt, daß für die Bewegungen dieses Darmteiles das zentrale Nervensystem nicht unmittelbar notwendig ist, sondern daß der Ganglienzellenplexus allein die Rhythmik zu unterhalten vermag. Das haben auch schon W. B. Hardy und W. M. Dougall am herausgeschnittenen Darm von *Daphnia* erkannt, wie ich einer Fußnote bei Alexandrowicz entnehmen kann. Leider habe ich versäumt, zu untersuchen, ob im übrig gebliebenen Teil des Darmes auch nun selbständig Kontraktionswellen ablaufen, oder ob diese nur im Enddarm ausgelöst werden können und von hier weitergeleitet werden. Daß diese Leitung und Koordination der Bewegung eine neurogene und nicht eine myogene ist, können wir wohl aus Analogie mit den sonstigen Fällen automatisch-rhythmischer Bewegungen im Tierreich annehmen. Aber wie wird die erste Kontraktion ausgelöst? Alexandrowicz hat bei Deka-

poden einen Ganglienzellenplexus beschrieben, der aus bipolaren Zellen besteht. Der eine Fortsatz dieser — der akzeptorische — soll frei im Darmepithel zwischen den Zellen desselben endigen; der andere, der effektorische, sich in den Plexus begeben, aus dem motorische Fasern an die Muskeln ziehen. Da diese Zellen sich über den ganzen Darm hin finden, kann auch von jeder Stelle aus Peristaltik ausgelöst werden, wie er an herausgeschnittenen Darmstücken zeigt. Wir haben aber einen Zellenplexus nur am Rektum klar gefunden, aus tripolaren Zellen bestehend mit Fortsätzen in den offenbar motorischen Terminalplexus. Die aufgefundenen bipolaren Elemente aber senden wie sonst überall den zentripetalen Fortsatz in das zentrale System, werden also einen zentralen Reflex vermitteln, kommen aber wohl für die primäre Erregung nicht in Betracht. An einem Zellenplexus, etwa wie bei den Coelenteraten, können wir da auch die uns geläufigen Unterschiede zwischen sensibel und motorisch wie am nervösen System der höheren Formen machen? Ich denke mir, daß in einem solchen Plexus beide Funktionen vereinigt sind, ohne daß eine morphologische Differenzierung der beiden Elemente eintritt, wie ja auch typische Leitungsbahnen zu fehlen scheinen. Fragt man nach dem adäquaten Auslösungsreiz, so wird man zuerst an den Druck des Darminhalts selbst zu denken haben. Andrerseits konnte ich aber bei Verletzung des vorderen Teiles des Bauchmarkes außerordentlich starke Antiperistaltik auftreten sehen: dies deutet auf den regulatorischen Einfluß des zentralen Systems hin.

Diese angeführten physiologischen Beobachtungen sollen nur als vorläufige Mitteilungen aufgefaßt werden, da ich bei Erlangung neuen, brauchbaren Materials an größeren Formen den aufgeworfenen Fragen in exakterer Weise nachzugehen hoffe.

Allgemeines und Zusammenfassung.

Unser gestelltes Thema war vor allem ein histologisches, nämlich der prinzipielle Faseraufbau eines einfachen Crustaceengehirnes. Wir wollen nun versuchen, der Sache durch Vergleichung eine morphologische Seite abzugewinnen. Da man hierbei leider auf große Schwierigkeiten stößt, kann das Folgende nur als eine vorläufige Skizze betrachtet werden.

Über die feinere Anatomie der niederen Krebse bestehen eigentlich keine Arbeiten, in denen auf den Faserverlauf gebührend Rücksicht genommen wäre, da die angewendete Technik nicht zureichend war. Dagegen haben wir einige wichtige embryologische Befunde.

Nach Grobben ist bei *Cetochilus* ein primäres und ein sekundäres Hirn zu unterscheiden; ersteres ist beim Nauplius deutlich ausgebildet, letzteres hingegen nur als eine beiderseitige Verdickung des Ektoderms, die mit dem Gehirn in Verbindung steht, angedeutet. Auf späteren Stadien wird diese Verdickung mächtiger, um sich im sogenannten Cetochilusstadium ganz von der Haut abzulösen. Später aber wird diese Bildung immer kleiner, um schließlich ganz der Rückbildung zu verfallen. Auf Grund eines Vergleiches mit der *Branchipus*-Larve erklärt nun Grobben, daß wir es hier mit der Anlage des Komplexauges zu tun haben. Wir haben, wie aus anderen morphologischen Betrachtungen hervorgeht, die Copepoden von Vorfahren, die schon mit Komplexaugen versehen waren, abzuleiten. Bei den Copepoden hat sich aber nur das uralte Medianauge erhalten und das Seitenauge ist reduziert worden. Daß die optischen Ganglien des paarigen Seitenauges bei den Arthropoden als ein sekundärer Gehirnteil anzusehen sind, der phylogenetisch jünger ist als die übrigen vorderen Partien des Gehirnes, hat zuerst Hatschek bei der Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren angegeben.

Für *Moina* gibt gleichfalls Grobben an, „daß man am oberen Schlundganglion einen primären und sekundären Teil unterscheiden kann. Er bemerkt ausdrücklich, daß er nicht beobachten konnte, daß dieses sekundäre Hirn separat entstünde; alles weise vielmehr darauf hin, daß derselbe aus einer Vergrößerung der Scheitelplatte hervorgeht". Dies wird für uns im Hinblick auf Angaben und Theorien bei den höheren Crustaceen von Wichtigkeit sein.

Wenn wir jetzt diese Einteilung in primäres und sekundäres Hirn auf unseren Fall anwenden, so kommen wir offenbar zu folgendem Schema. Dem primären Teil werden wir zuzurechnen haben die Neuropile des Medianauges und der Scheitelsinnesorgane, also *NIa, b, II* und vielleicht auch *III* (Zentralkörper); dem sekundären, das sich nach obigem erst mit der Entstehung des komplexen Seitenauges einstellt, offenbar neben den eigentlichen optischen Ganglien noch den größten Teil der Neuropile *IVa, b*. In Übereinstimmung hiermit glaube ich für *Eucalanus* zeigen zu können, daß sich hier die Neuropilmasse, die sich hinter dem vorderen, starken Ganglienzellenbelage findet, tatsächlich in ihrem medianen Anteil unserem *NII + Ia, b* entspricht, die seitlichen hinteren Teile aber schon dem *NV*, also der ersten Antenne zugehören (wie der Ursprung der Nerven direkt beweist), daß aber die Homologa der *NIVa, b* mit dem Fehlen der Seitenaugen vollständig vermißt wer-

den. Ob bei den Copepoden auch ein distinkter Zentralkörper vorhanden ist, konnte ich bis jetzt noch nicht ermitteln.

Bezüglich der übrigen niederen Krebse *(Ostracoden* und *Cirrhipedien)* kann ich leider weder aus der mir bekannten Literatur noch aus eigenem etwas beibringen. Vergegenwärtigen wir uns noch einmal den uns bekannten Zustand, so ergibt sich für das ganze Gehirn folgendes Schema:

a) Vorderhirn, in zwei Partien gegliedert (Protocerebrum)
  α) primärer Anteil *NIa, b, II* und *III*,
  β) sekundärer Anteil *NIVa, b* und Opt. Gangl.

b) Hinterhirn *NVa, b* (I. Antenne, Deutocerebrum).
  An dieses sich stark anschmiegend, aber doch schon in ihrer Lagerung circum- resp. postösophageal liegend:

c) die Neuropile *VI* (II. Antenne, Tritocerebrum).

Wenn wir nun daran gehen, auch die höheren Krebse in bezug auf dieses Schema zu untersuchen, so können wir dies nur tun, indem wir uns vor allem feste Vergleichspunkte aufsuchen. Hierbei könnte man von der inneren Struktur des Gehirnes ausgehen und die einzelnen Teile auf Grund ihres histologischen Aufbaues in Homologie setzen, oder aber wir basieren den Versuch auf die erwiesene Homologie anderer Teile des Kopfes, die mit den betreffenden Partien des Gehirnes in unzweideutiger Beziehung stehen. Wir sind meist gezwungen, den letzteren Weg zu gehen.

Als Organe des Kopfes, die innerhalb der Crustaceenreihe als sicher homolog betrachtet werden können, sind folgende aufzuzählen: die Medianaugen, die Komplexaugen, die ersten und zweiten Antennen. Würden wir unseren Vergleich auf die *Tracheaten* mit ausdehnen, so würden die Fragen viel komplizierter werden. Wir beschränken uns daher auf die *Branchiaten.*

Das Gehirn der höheren Krebse ist relativ gut durchgearbeitet und es läßt sich für dasselbe, wie vor allem Claus schon betont hat, zeigen, daß im Zusammenhang mit der Verlagerung des zweiten Antennenpaares an den Kopf, auch die Ganglien dieser Extremitäten, die bei den *Cladoceren* doch hinter dem eigentlichen Hirn liegen, mit dem Hirn verschmolzen sind und so ganz ausgesprochen präoral zu liegen kommen. Wir können demnach unsere Neuropile *VI* mit dem sogenannten Tritocerebrum (Viallanes) oder dem Neuropil *VII* nach Bethes Nomenklatur homolog setzen. So wie bei *Daphnia* sind auch mit diesen Teilen in enger topographischer Beziehung die sympathischen Zentren für den Vorderdarm (Labro-

frontalnerv). Die Nerven dieses Systems kommen demnach bei den höheren Krebsen direkt von der Hinterseite des Gehirns.

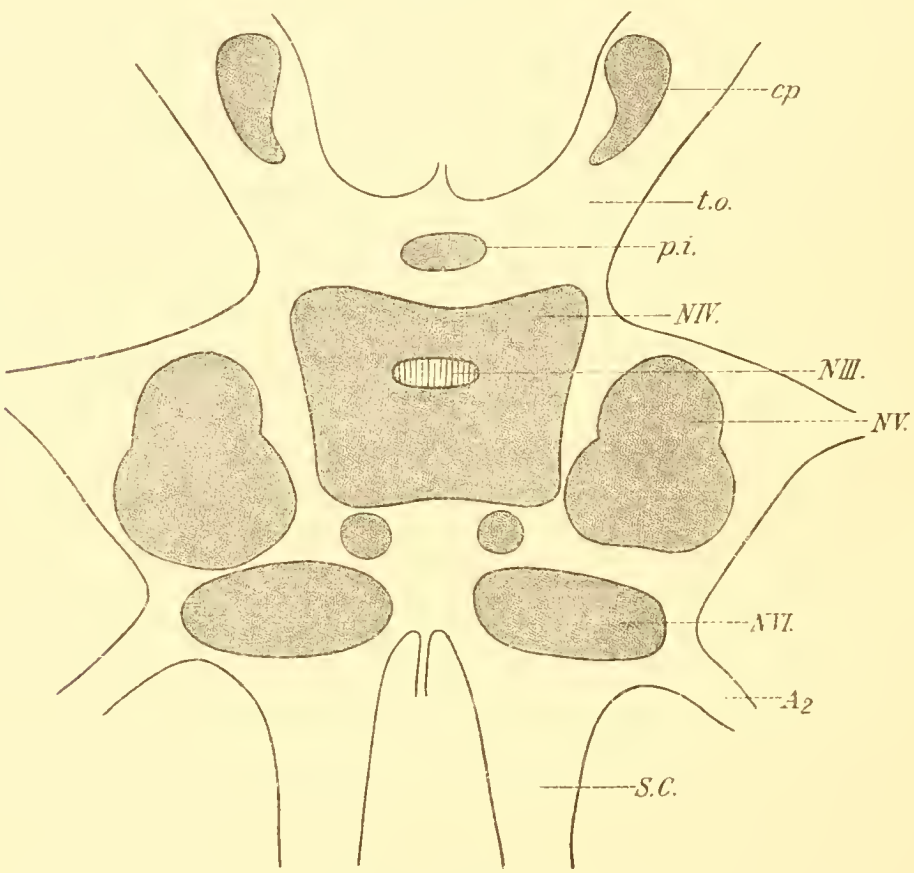
Bethe hat bekanntlich das Gehirn von *Carcinus* einer äußerst eingehenden histologischen Analyse mit der Methylenblaumethode unterzogen. Es haben sich hierbei so viele einzelne histologische, voneinander unterscheidbare Elemente ergeben, daß etwa eine Vergleichung bis in diese Details hinein mit unseren Angaben bei *Daphnia* nicht durchführbar wäre; aber auf einige auffallende, hierher gehörende histologische Beobachtungen will ich fallweise hinweisen. Die Neuropile der zweiten Antennen enthalten, wie bei den *Cladoceren,* Verzweigungen von den anliegenden motorischen Zellen: andrerseits münden in ihnen die sensiblen Fasern der II. Antenne; aber diese verlassen den Bezirk des Tritocerebrums nicht, während sie bei *Daphnia* in starkem Zuge in die vorderen Hirnpartien *(NIV)* eintreten.

In diese Neuropile läßt aber Bethe noch einen besonderen Nerven eintreten, der nicht mit der zweiten Antenne zusammenhängt, sondern der sich am Vorderrand des Carapax in der Haut verästeln soll. Dieser Nerv ist entweder ein Novum oder aber wir haben ihn vielleicht mit einem Nerven zu identifizieren, von dem uns Nowikoff bei *Limnadia* berichtet. Bei dieser Form erhebt sich aus dem Ganglion, das die Nerven an die zweite Antenne und an die Oberlippe abgibt, ein Nerv, der dorsal ansteigend sich zum sogenannten Dorsalorgan (Nackendrüse) begibt, um daselbst zu enden. Allein die Homologien von Nackendrüsen und Dorsalorganen sind selbst noch nicht klargelegt. Vielleicht hat aber mit diesem Nerven auch jener Nerv etwas zu tun, den wir bei der *Daphnia* vor dem Antennarius minor entspringen sahen und vermutungsweise mit dem Darmnerv in Zusammenhang brachten. Wie dem auch sei, die Homologie des Tritocerebrum der Malakostraken mit dem „Nachhirn" bei Daphniden steht fest.

Schwieriger schon werden die Verhältnisse bei dem vorhergehenden Abschnitt. Es müssen in Einklang gebracht werden unsere Neuropile *Va, b* mit dem Deutocerebrum der höheren Krebse, da beide für die erste Antenne charakteristisch sind. Wir fanden für diese zweierlei Funktion: die chemorezeptorische und eine wahrscheinlich tangorezeptorische und dementsprechend zweierlei Endigungsweisen der Fasern. Bei den höheren Formen sind nun aber die „Riechspindeln" ganz außerordentlich viel stärker entwickelt, sind außerdem zahlreiche tangorezeptorische Sinnesorgane an den ersten Antennen vorhanden, so daß der betreffende Nerv sehr stark anschwillt.

Hierzu kommt noch bei den Dekapoden die Entwicklung der Statocyste, so daß eine starke Ausbildung des Deutocerebrums sich von selbst ergibt. Aber um eigentlich ganz neue Funktionen handelt es sich auch hier nicht, sondern nur um eine funktionelle Steigerung. Dies gilt auch für die Statocyste, deren histologische Elemente auf tangorezeptorische Elemente beziehbar und bei der das qualitativ Neue eher auf eine besondere zentrale Verbindung zurückzuführen

Fig. 26.



Schema der Neuropile im Dekapodengehirne (nach KRIEGER, VIALLANES).
cp = Corps pedonculés. *NV.* = Neuropil der Antennulen.
t.o. = Tractus opticus. *NVI.* = Neuropil der Antennen.
p.i. = Pont des lobes protocérébraux. *S.C.* = Schlund-Konnektive.
NIV. = Stammneuropil des sekundären Protocerebrum.

ist. Dementsprechend ist auch der zentrale Apparat, der der ersten Antenne zugeteilt wird, kompliziert gebaut (Textfig. 26). Es finden sich bei den höheren Krebsen rechts und links zwei starke Vorragungen, die in ihrem Inneren aus zwei halbkugelförmigen Gebilden zusammengesetzt erscheinen und eine eigentümliche, den Glomeruli olfactorii ähnliche Differenzierung des Neuropils aufweisen; Lobus olfactorius werden sie gewöhnlich genannt. Nach PRENTISS begeben sich aber die Fasern von der Statocyste als auch von den tangorezeptorischen Sinnesborsten der Antenne nicht in diese soge-

nannten Globuli. sondern es findet sich für sie mehr medial und unmittelbar an das Tritocerebrum anstoßend ein kleiner besonderer Neuropilballen hierfür. Diese Verhältnisse könnten wir demnach ganz gut mit den von uns gefundenen in Parallele setzen. Die seitlichen „Globuli" entsprechen unseren *NVa, b,* die medialen Neuropile aber der zentralen Endigung der primären Sinnesborste, die ja auch den Neuropilen der zweiten Antenne genähert erscheint, aber keinen besonderen Ballen bildet, da der zugehörige periphere Apparat zu wenig ausgebildet erscheint. Wir glauben also, Deutocerebrum mit dem Hinterhirn der *Daphniden* ohne weiteres vergleichen zu können.

Die nun weiter nach vorn folgende Partie ist schwieriger zu homologisieren, weil uns hier die sicheren Vergleichspunkte im Stiche zu lassen drohen. Doch glaube ich einmal ein Gebilde in dieser Region sicher homologisieren zu können, das ist der sogenannte Zentralkörper *(NIII).* Bethe erwähnt ihn bei *Carcinus* nicht, aber dafür Krieger in seiner Arbeit über das Gehirn von *Astacus.* Da sowohl die Form des Gebildes — halbmondförmig mit den Spitzen nach hinten — als auch sein Verhalten zu Färbmitteln übereinstimmend ist, so ist die Parallelisierung erlaubt. Außerdem erwähnt Krieger noch, daß in seiner Nähe Ganglienzellen liegen, deren Fortsätze sich in ihm verästeln sollen; ähnliches haben wir ja ebenfalls angegeben. Nur in einem Punkte liegt ein Unterschied, das ist die relative Größe; der Zentralkörper ist im Verhältnis zum Protocerebrum direkt unansehnlich zu nennen. Und noch eins. Betrachtet man seine Lage in bezug auf das ganze Gehirn, so erscheint er nach vorn gerückt, während er bei den Phyllopoden fast ganz an der hinteren Seite des Gehirns zu finden ist. Diese scheinbare Verschiebung wird nicht nur dadurch bewirkt, daß eben hier das Tritocerebrum von hinten zum Gehirn gekommen ist, sondern auch besonders durch das Wachstum des Deutocerebrum.

Die Partie vor dem Zentralkörper nannten wir das primäre Vorderhin, insofern sie die Neuropile des Medianauges *(NII)* und des Scheitelsinnesorgans *(NI)* umfaßt. Diese Neuropile, falls sie bei den höheren Krebsen überhaupt vorhanden sind, können nur ganz klein sein, da ja nur mehr ein enger Faserbezirk zwischen Zentralkörper und vorderer Ganglienzellendecke übrig bleibt. Tatsächlich finden wir in der Literatur fast gar nichts, was irgendwie darauf hindeuten könnte. Dies hängt damit zusammen, daß eben bei den höheren Formen Äquivalente der Frontalorgane ganz zu fehlen scheinen und daß auch die Medianaugen in vielen Fällen

ganz fehlen oder aber nur ganz unbedeutend entwickelt sind. Die meisten Autoren, die das Gehirn untersuchten, haben die Frage nach diesen Organen gar nicht gestellt, obwohl gerade diese wegen ihres altertümlichen Charakters besonderes Interesse verdienten. Da ich spezielle Untersuchungen über diesen Punkt wohl begonnen habe, aber hierbei noch nicht eindeutige Resultate erhalten konnte, will ich mir dies für eine spätere Gelegenheit aufheben. Einen Anhaltspunkt aber, den ich bei Viallanes gefunden, will ich der Abrundung wegen anführen. Viallanes gibt in seinen Schemen über die Gehirne der Arthropoden im Protocerebrum vor dem Zentralkörper noch eine kleine Punktsubstanzbrücke *(p, i)* an, welche die beiden Lappen (= Neuropile) des Vorderhirnes miteinander verbinden soll. Aber feinerer Aufbau und Verbindung dieses Gebildes sind ihm nur ungenügend bekannt geworden; aus dem konstanten Vorkommen im Gehirn der Crustaceen und Insekten schließt er, daß es eine wichtige Rolle spiele. Rechts und links von dieser Neuropilformation läßt er je einen Frontalnerven bei den Crustaceen austreten. Wohin sich nun dieser Nerv begibt, wird nicht gesagt. Bei Bethe taucht ein gleicher Nerv an derselben Stelle auf. Man würde nun vielleicht in der Formation von Viallanes die gesuchten Neuropile erblicken können, wenn erstens ihr Zusammenhang mit wirklichen Frontalnerven erwiesen wäre, und man könnte weiters die eben erwähnten Nerven für solche halten, wenn nicht Bethe die Angabe machte, daß diese aller Wahrscheinlichkeit nach motorisch sind; denn er zeichnet die Fasern dieser Nerven als aus Zellen des Gehirnes hervorgehend ein, was mit dem Verhalten der Frontalnerven bei niederen Krebsen nicht in Einklang zu bringen ist.

Der übrige Teil des Protocerebrums wird entsprechend unserem Schema vom sekundären Gehirn eingenommen werden. Dieser Teil ist nun entsprechend der Entwicklung der Komplexaugen und gemäß ihrer biologischen Bedeutung ganz außerordentlich entwickelt. Wir wissen schon, daß hier zu den zwei optischen Ganglien noch ein drittes proximal gelegenes hinzukommt. Weiter findet sich noch zwischen dem Gehirn der Autoren und dem dritten optischen Ganglion eine eigenartige Bildung, die wohl gleichfalls mit den optischen Funktionen in engstem Zusammenhang steht. Schließlich liegen noch je zwei Neuropilballen auf jeder Seite im eigentlichen Hirn. Diese letzteren nehmen die Fasern aus den optischen Ganglien auf, zum Teil bestehen sie aus Seitenverzweigungen der Fasern, die von dem vorderen Ganglienzellenpolster herkommen. Diese Neuropile enthalten außerdem die zentralen Verästelungen der

Oculomotoriuszellen. Beachten wir also die Lage und den Faserbestand, so könnten wir diese Gebilde am ehesten unseren *NIVa, b* vergleichen, bei denen sich ja einzelne Unterabteilungen unterscheiden lassen. Der wichtigste Unterschied wäre der, daß sich nach den Abbildungen von Bethe bei den höheren Krebsen die Fasern aus der zweiten Antenne in diese Neuropile nicht erstrecken. Das könnte jedoch mit der ganz anderen Bedeutung der Antennen zusammenhängen. Bei den Krebsen mit sitzenden Augen aber liegen in diesem Hirnbereich auch noch jene Gebilde, die als viertes optisches Ganglion bei den Podophthalmen schon im Augenstiel zu finden sind. Daraus können wir entnehmen, daß die *NIVa, b* der Cladoceren wahrscheinlich den gleich liegenden *NIII, IV* nach Krieger entsprechen plus den vierten optischen Ganglien. Diese letzteren wollen wir aber lieber mit Viallanes als „gestielte Körper" bezeichnen. Bei Krieger findet sich die Angabe, daß die eigentümlichen Bildungen, welche die Seitenanschwellung (Deutocerebrum) bilden, den bekannten pilzhutförmigen Körpern des Insektengehirnes entsprechen. Diese Annahme scheint auch Bethe zu machen und führt für diese Gebilde den Namen Globuli ein, den dann Haller übernimmt. Wir schließen uns in diesem Falle Viallanes an. Wir hätten demnach für das Vorderhirn folgende Einteilung: Zur primären Abteilung gehören der Zentralkörper *(NIII)* und der „pont des lobes protocérébraux" (Viallanes) *(p, i)*, zur sekundären die drei optischen Ganglien und die Neuropile, die den Zentralkörper überdecken. Diesen Neuropilen, die sich in mehrere Unterabteilungen bringen lassen, geben Krieger und diesem sich anschließend Bethe die Bezeichnungen Neuropile *III* und *IV*. In unserem Schema sind sie unter der Bezeichnung Neuropil *IV* angegeben und als eine einheitliche Masse eingezeichnet, die auch nach vorn den Zentralkörper etwas umgreift.

Das Hirn der höheren Crustaceen zeigt also im prinzipiellen den gleichen Aufbau wie das der niederen Formen (Phyllopoden). Die vorhandenen Unterschiede sind keine morphologischen Nova, sondern es handelt sich um eine höhere funktionelle Ausgestaltung schon vorhandener Abschnitte. Diese Unterschiede sind im wesentlichen folgende: Aufnahme der Ganglien der zweiten Antenne in das Hirn entsprechend der Umwandlung dieser Organe in Sinneswerkzeuge. Entfaltung des Lobus olfactorius gemäß der Funktionssteigerung der ersten Antenne in Hinsicht der Chemo- und Tangorezeption plus statischem Organ. Ausbildung des sekundären Vorderhirnes in Zusammenhang mit der Bedeutung des Komplexauges;

Rückbildung des primären Teiles des Vorderhirnes mit einer solchen der Frontalorgane und des Medianauges.

Eine Vergleichung mit dem Gehirn der Insekten ließe sich wohl auch durchführen, doch wollen wir uns mit dem Hinweis begnügen, daß sich dasselbe im wesentlichen mit dem der höheren Krebse deckt, wie besonders Viallanes durch seine Schemen veranschaulicht, daß aber durch die Verlagerung der Antennen ganz an die Spitze des Kopfes auch im Gehirn starke Verschiebungen der betreffenden Partien auftreten.

Hingegen müssen wir noch zum Schluß zu einer anderen Frage, die in einem innigen Zusammenhang mit der Gliederung des Gehirnes steht, Stellung nehmen, nämlich zu der Frage nach der Metamerie des Kopfes bei den Crustaceen.

In dieser Hinsicht sind eine große Anzahl von Hypothesen aufgestellt worden, die mehr oder weniger voneinander abweichen. Bei allen Theorien kehren zwei prinzipielle Gesichtspunkte wieder. Es ist allgemein anerkannt, daß der Kopf der Arthropoden eine Anzahl echter Körpersegmente enthält. Wie viele solcher sind zu unterscheiden und wie sind ihre Grenzen zu ziehen, ist die eine Frage. Daneben erhebt sich die andere Frage: gibt es im Kopfe nur Metameren oder gibt es auch hier einen Abschnitt, der seiner Bedeutung nach von den Körpersegmenten verschieden ist, so daß Prosoma und Metasoma auch hier zu unterscheiden sind, und wo liegt gegen die Somiten die Grenze?

Ray Lankester ist der Meinung, daß „the ophthalmic segment alone in Arthropoda represents the prostomium, the antennary and antennular segments being aboriginally metastomial and only prostomial by later ad aptational shifting of the oral aperture". Er kannte also ein Archicerebrum (unser primäres + sekundäres Vorderhirn) und dieses wird durch Angliederung des Antennula- (Deutocerebrum) und Antennenganglion (Tritocerebrum) zum Syncerebrum.

Gegen diese Anschauung trat Claus energisch auf. Er läßt den ursprünglichen Teil des Gehirnes, soweit er auf das Prostomium zu beziehen ist, bis zum Deutocerebrum inklusive reichen; die ersten Antennen könnte man noch mit den Primärtentakeln der Anneliden vergleichen. Das Hirn der Phyllopoden wäre so noch ganz primitiv und nur bei den höheren Krebsen rücken die Antennenganglien vor. Den Unterschied zwischen beiden Auffassungen bestimmt die morphologische Bedeutung der ersten Antenne.

In einer anderen Richtung bewegen sich die Ideen von Goodrich. Er unterscheidet ebenfalls drei Abteilungen am Gehirn; faßt

aber jede als Metamer auf, so daß bei ihm das Protocentrum (Archicerebrum) sich nicht erhält, wenn nicht die „frontal processes“ als Reste eines solchen gedeutet werden sollen,

Heymons hingegen kennt ein Archicerebrum, das er auf die Scheitelplatte der Anneliden zurückführen möchte. An dieses läßt er einige ebenfalls noch präorale Bildungen sich anschließen (Lobi optici und Lobi frontales) und hierauf folgen drei metamere postorale Anlagen. Hierbei sind aber für ihn die Lobi olfactorii das zweite Segment. Wollten wir also parallelisieren, so hätten wir sein erstes Segment im Protocerebrum (etwa unseren *NIV a, b*) zu suchen.

Wenn wir diese Anschauungen anführten, so wollten wir nur auf die Verschiedenheit der Standpunkte hinweisen. Unsere eigene Meinung bezüglich der Verhältnisse bei den Crustaceen ist denen von Korschelt-Heider hypothetisch vorausgesetzten ähnlich. Die Schwierigkeit liegt darin, daß auch eine embryologische Analyse nichts Sicheres bringen kann, wie sich aus folgender Erwägung ergibt. Rádl weist darauf hin, daß man unter dem Wort „Ganglion“ ganz heterogene Dinge zusammenfaßt. Einmal spricht man von den Ganglien des Bauchmarks. Diese sind metamer (in der Regel) und versorgen das zugehörige Segment, sind gleichsam sein Gehirn, sie sind die Vermittler der einfachen Reflexe, enthalten die sensiblen und motorischen Zentralpunkte des Körpersegmentes, es sind „Universalganglien“. Diesen stehen die „Spezialganglien“ gegenüber, wie z. B. die optischen Ganglien. Bei diesen liegt das Hauptgewicht auf der morphologischen Differenzierung ihres Neuropils; in physiologischer Beziehung sind sie die Zentralrepräsentanz nicht eines Segmentes, sondern eines Sinnesorganes mit ganz spezifischen Aufgaben. Daraus ergibt sich aber auch, daß man aus dem ontogenetischen Entwicklungsmodus der Gehirnganglien nur in höchst bedingter Weise auf die Phylogenie derselben zurückschließen kann, da das frühere oder spätere Auftreten eines Ganglions, oder die Teilungen desselben eher damit zusammenhängen, ob das zugehörige Organ früher oder später gebrauchsfertig sein soll, und dies wird vor allem durch die biologische Bedeutung des betreffenden Sinnesorganes bestimmt sein. Dazu kommt noch, daß auch in einem Universalganglion durch besondere Differenzierung ein Spezialganglion sich ausbilden kann und dieses schließlich die Oberhand gewinnt. In einem solchen Falle wird vielleicht eher noch der histologisch arbeitende Anatom als der Embryolog Reste des ursprünglichen Verhältnisses entdecken können.

Nach Betonung aller dieser Schwierigkeiten kann also die aus der Neuromerie erschlossene Metamerie des Arthropodenkopfes immer nur höchst problematisch sein. Als solche hat auch unsere folgende Aufstellung zu gelten.

Wir betrachten das primäre Vorderhirn als den ursprünglich prostomialen Anteil, das dem Annelidenhirn gleichzusetzen wäre, falls dieses nicht auch schon Anteile von Körperganglien enthält. Wie das Annelidenhirn aus teils paarigen, teils unpaaren Ganglien besteht, so auch das primäre Vorderhirn. Es erscheinen ihm zugeordnet eine unpaare und eine paarige Sehsphäre: das Medianauge mit Neuropil *III* und das Scheitelsinnesorgan (ventrales Frontalorgan der Brachiopoden mit *NIa, b*); ferner das mediale Frontalorgan (Frontalorgan der Autoren). Schließlich rechnen wir ihm den Zentralkörper zu, der vielleicht als das übergeordnete Assoziationszentrum dieses ursprünglichen Gehirns aufzufassen ist.

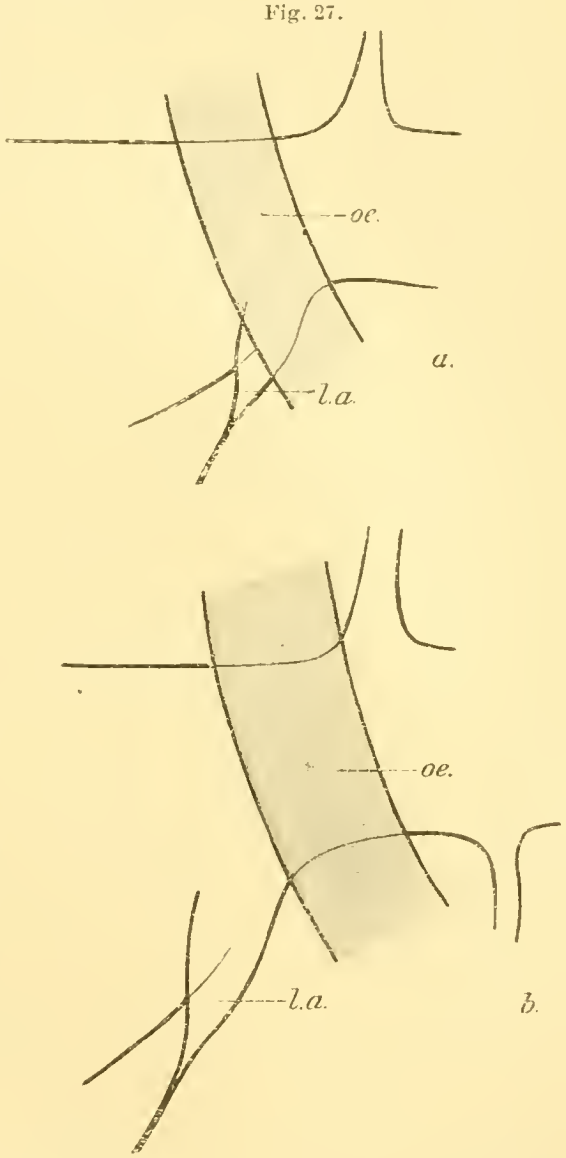
Aus diesem Urhirn entstand mit Entwicklung einer neuen Sehsphäre (Komplexaugen) das sekundäre Hirn (optische Ganglien, Neuropile *IVa, b*). Beide Hirnteile haben nicht den Wert eines Segmentes, sondern sind prostomial.

Die nächstfolgenden Teile aber beziehen wir auf Körpersegmente. Kein Zweifel besteht ja bezüglich der zweiten Antenne. Was aber die erste anbelangt, so glaube ich nebst dem, was Korschelt-Heider anführen (Verwendung der ersten Antenne bei den niederen Krebsen), auch noch darauf hinweisen zu können, daß nebst der spezifischen Endigungsweise im Lob. olfactorius sich auch noch Elemente finden, die so zentral endigen, wie sonst periphere Sinneszellen in den Universalganglien des Bauchmarks. Wir erinnern uns, daß wir dies von Grobbens primärer Borste anzunehmen uns berechtigt halten. Auch hatten wir auf der zweiten Antenne ähnliche Borsten auffinden können, deren Endigung ebenfalls in T-förmiger Aufteilung geschah. Ich glaube dies in folgender Weise interpretieren zu können. Die erste Antenne war ursprünglich eine Extremität, zu einem echten Segment gehörig, so wie die zweite Antenne. Als dem Kopf zunächst liegend erhielt sie später die Funktion eines spezifischen Sinnesorganes für Chemorezeption. In der Ontogenese würde dann diese phylogenetische Entwicklungsfolge noch nachklingen. Wir fassen dann aber die erste Antenne als eine ursprünglich postoral gelegene Extremität auf und hierzu würde auch stimmen, daß bei jungen Individuen (Textfig. 27) die Lobi der ersten Antenne relativ weiter hinten liegen, so daß sie fast zu beiden Seiten des Darmes erscheinen, was ebenfalls darauf hindeutet, daß

es sich um eine Verschiebung ursprünglich postoraler Anlagen handelt. Bei den höheren Krebsen greift die Verschiebung nun weiter auch noch auf die zweite Antenne.

Schließlich möchte ich noch auf eine Figur hinweisen, die Lüders von dem Gehirn von *Gigantocypris* mitteilt. Auch bei dieser Form finden sich die Neuropile der ersten Antenne so weit rückwärts ausgedehnt, daß sie fast auf den Anfang der Schlundkonnektive sich erstrecken.

Fig. 27.



Relative Lage des Oesophagus und Lobus antennularis bei jugendlichem Individuum *(a)* und bei adultem *(b)*.
oe. = Oesophagus. *l. a.* = Lobus antennularis.

Wenn wir also das Ganglion der ersten Antenne als ein „Universalganglion“ (Rádl), d. i. als ein echtes, ursprünglich postoral gelegenes Körpersegmentganglion betrachten, so müssen wir sagen, daß sich in ihm entsprechend der Umbildung der Antenne zum Träger eines spezifischen Sinnesorganes ein „Spezialganglion“, eben der Lobus olfactorius mit seinen eigentümlichen glomeruli-ähnlichen Neuropildifferenzierungen etabliert hat. Für ein echtes Segmentalganglion sind nicht nur die T-förmigen Aufteilungen der sensiblen Fasern charakteristisch, sondern vor allem auch der Umstand, daß alle Körpermuskeln des Segments von motorischen Zellen des zugehörigen Ganglions innerviert werden. Von solchen motorischen Zellen haben wir aber bei der Schilderung des Ganglions der ersten Antenne nichts berichten können. Das liegt natürlich an der Ungunst des Objektes gerade für diese spezielle Frage. Bei den *Daphniden* ist die erste Antenne so klein, so rudimentär, daß die zugehörige Muskulatur sich leider einer genaueren Untersuchung im Methylenblaupräparat entzog. Schon deutlich ist der Muskel — es handelt sich vornehm-

lich um einen Adduktor — bei *Simocephalus* oder bei *Moina* zu sehen. Leider standen mir lebende Exemplare zu der Zeit, als ich auf diese Verhältnisse achtete, nicht mehr zur Verfügung. Hingegen konnte ich mich an Copepoden — *Eucalanus* — davon überzeugen, daß die motorische Innervation aller Muskeln, die irgendwie mit der ersten Antenne etwas zu tun haben, von Zellen ausgeht, die das Neuropil der aus der ersten Antenne einstrahlenden Fasern umgeben. Ich bin überzeugt, daß auch bei den Phyllopoden das gleiche Verhältnis besteht.

Bevor wir jetzt die Cephalomere (Giesbrecht) aufzählen, wie wir sie aus dem Studium des Gehirnes bei den *Daphniden* uns ableiten, ist noch eine Frage zu bereinigen. Es betrifft dies jenes Ganglion, das wir unter dem zweiten Antennennerv fanden und von dem der Oberlippennerv ausgeht. Dieser Lippenring findet sich, wie erwähnt, nicht nur bei den Crustaceen, sondern auch in ganz ähnlicher Ausbildung bei den Tracheaten. Einige Theoretiker haben nun in neuerer Zeit auch dieses Ganglion bei den Insekten für ein segmentales erklärt, resp. die von ihm versorgten Gebiete — also vor allem die Oberlippe — für Teile eines separaten Segmentes gehalten. Betrachten wir die Dinge, wie sie sich bei unserer Form darbieten, so wird man wohl die Oberlippe schwerlich etwa für eine umgebildete Extremität halten wollen. Bliebe also höchstens noch der Umstand, daß das Ganglion tatsächlich ein separates Gebilde darstellt. Aber wir brauchen uns nur zu erinnern, daß wir ja auch von den echten Körperganglien recht bedeutende Nervenzüge zu dem Darm aufsteigen sahen; wenn wir weiter bedenken, daß dem Oesophagus und dem Mund ganz besondere Aufgaben obliegen, so wird es nicht unverständlich erscheinen, daß sich jener Teil des Ganglions, der auch sonst für den Darm bestimmt ist, entsprechend der besonderen Aufgabe separiert hat. Daß dem so ist und das Ganglion des Oberlippennerven nichtsdestoweniger eng zum Antennenganglion gehört, ersieht man daraus, daß bei den höheren Krebsen, wo bekanntlich das Antennenganglion zum Gehirn gezogen ist, nun auch der Labrofrontalnerv aus dem Gehirn seinen Ursprung nimmt.

Wir glauben demnach die Frage nach der Anzahl der Cephalomere der Crustaceen, beurteilt nach den Verhältnissen, wie sie sich bei niederen Krebsen finden, wie folgt beantworten zu können.

Es gibt fünf echte Segmente, die zur Bildung eines Kopfes verschmolzen sind. Jedem dieser Segmente sind ein Paar Extremitäten zugeteilt und nach diesen heißen die Segmente die: der beiden Maxillen, der Mandibel, der Antenne und der Antennule. Alle diese

Segmente waren ursprünglich postoral, etwa die Stufe der Protostraka; die Entwicklungsstufe der Entomostraka zeigt uns die Antennulen präoral, die entsprechenden Ganglien als „Deutocerebrum" dem Gehirn angegliedert. Schließlich treten auch die Antennen vor den Mund; das Gehirn erhält ein „Tritocerebrum", Stufe der Malakostraka (außerdem Ostrakoda und Branchiuren). Die weiter rostral gelegenen Teile gehören zum Prosoma und stehen den bisher genannten als den metasomatischen gegenüber. In diesem Teile suchen wir keine Extremitäten, wie auch der zugehörige Hirnteil keinem Körperganglion ohneweiters gleichzustellen ist.

Wir dürfen nun zum Schluß nicht verhehlen, daß das Studium der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Malakostraka zu einem anderen Resultat geführt hat. Wir denken hier vor allem an die Ansicht, die Giesbrecht in der Neuauflage des Langschen Lehrbuches, welche soeben erschienen ist, entwickelt. Er beruft sich vor allem auf das eigentümliche Augensegment bei den Stomatopoden und erklärt, daß auch dieses als ein selbständiges Cephalomer anzusehen, dessen Extremitäten, wie schon ältere Autoren verlangten, in den Augenstielen zu suchen sei. In der Entwicklungsgeschichte sei ein später sich auflösendes Ganglion als das zugehörige Segmentalganglion zu deuten. Schließlich sollen im gleichen Sinne die bekannten Experimente von Herbst sprechen, die eine Vertretung des Augenstieles durch ein antennulaähnliches Gebilde dartun. Giesbrecht nimmt demnach zwei präorale Segmente an, sagt aber, daß die entsprechenden Extremitäten (Präantennula und Antennula) nicht ohneweiters in eine Linie mit den übrigen postoralen Extremitäten zu stellen seien, sie sollen mit diesen nicht homolog, sondern homodynam sein. Diesen Segmenten kommt vor allem dadurch eine Sonderstellung zu, daß sie von jeher präoral lagen und nicht typische Extremitäten erzeugten, sondern Antennulen. Für uns erwächst hieraus die Verpflichtung, vor allem bei einer niederen Crustacee mit Augenstiel die Gehirnentwicklung genau zu untersuchen, um zu sehen ob sich wirklich für den Augenstiel ein separates Ganglion anlegt; ob vor allem vielleicht die motorischen Kerne der Augenmuskelnerven auf ein solches Ganglion bezogen werden können, andererseits ob sich nicht genauere Befunde für eine Lageverschiebung der ersten Antenne finden.

Zusammenfassung.

Plan der Untersuchung war, das Nervensystem und speziell das Gehirn eines niederen Krebses mit den modernen spezifischen

Methoden durchzuarbeiten, um einerseits die tatsächlichen Verhältnisse bezüglich des Faserverlaufes, der Neuropilkerne etc. kennen zu lernen, andererseits aus der histologischen Analyse des Gehirnes Anhaltspunkte zu gewinnen für die morphologische Beurteilung desselben und der damit gegebenen Cephalomerie der Crustaceen überhaupt.

Als Objekte dienten Vertreter der Cladoceren. Angewendet wurde hauptsächlich die Methylenblau- und Alizarinmethode. Die Vermutung Fischels, daß Alizarin und Methylenblau bezüglich der Nervenfärbung in einem gewissen Gegensatz ständen, ist durch das Gelingen beider Methoden an *Daphniden* widerlegt.

Durch das Studium von Schnitten verschaffen wir uns vorerst eine Übersicht über die anatomischen Verhältnisse.

Das Bauchmark besteht aus zwei Konnektiven mit Ganglien und Kommissuren in jedem Segment. Die Konnektive umgreifen den Oesophagus und enthalten die Ganglien für die zweite Antenne. Präoral folgt das Gehirn, von dem die Nerven an die Antennulen und an die Sinnesorgane des Kopfes abgehen. Die Architektonik des Gehirnes ist bedingt durch die Neuropile. Diese sind entweder Spezial- oder Universalganglien (= echte Segmentalganglien).

Der zentrale Apparat des Komplexauges besteht aus Spezialganglien. Das unpaare Ganglion enthält die Neurommatidien, in denen sich die Ommatidiennerven aufsplittern; die erste fortschreitende Bahn führt in die paarigen Ganglien, die keine besondere Struktur aufweisen und von hier geht die zweite fortschreitende Bahn, die der bipolaren Zellen, in das Neuropil *IV*.

Der optische Apparat der Cladoceren ist gegenüber dem der Euphyllopoden reduziert; dieser aber im Vergleich mit dem der Malakostraken durch das Fehlen eines dritten Ganglions auf primitiver Stufe.

Dem Neuropil *IV* ist der motorische Kern für die Augenmuskeln zugehörig, bestehend aus unipolaren und bipolaren Zellen. Die Innervation ist eine Doppelinnervation mit diplotomischer Teilung. Den verschiedenen Zellformen der Doppelinnervation entsprechen wahrscheinlich auch verschiedene Funktionen der entsprechenden Fasern.

Scheitelsinnesorgan, Frontalorgan und Medianauge bilden einen zusammengehörigen Organkomplex des Vorderhirnes. Das erste hat seinen zentralen Sitz im Neuropil *I*. Die birnförmigen Zellen scheiden eine cuticulare Basalplatte ab, die sogenannten „lichtbrechenden Körper“ früherer Autoren; die Neurofibrillen enden

peripher in knötchenförmigen Auftreibungen. Der Zellbau gleicht dem der Retinazellen des Medianauges. Das Organ ist seinem Bau nach wahrscheinlich ein Lichtsinnesorgan.

Das Frontalorgan hat seine zentrale Aufsplitterung im Neuropil *II*. Es ist vielfach reduziert. Scheitelsinnes- und auch Frontalorgan lassen sich auf die Frontalorgane der Euphyllopoden beziehen. Sie stellen die letzten Reste eines uralten Organkomplexes dar, als dessen wichtigster Teil noch das Medianauge persistiert.

Das Medianauge ist bei *Daphniden* sehr reduziert und hat seinen zentralen Sitz im Neuropil *II*. In den drei Bechern des Auges sind nur wenig Zellen. Bei *Simocephalus* finden sich Anklänge an einen vierten Becher; in jedem liegt nur ein Zellpaar. Die Zellen zeigen hierbei dieselbe Form wie die des Frontal- oder Scheitelsinnesorganes.

Die Antennule (erste Antenne) zeigt zweierlei Sinnesapparate. Die „primäre Borste" (Grobben) mit einer bipolaren Sinnesnervenzelle und wahrscheinlich T-förmiger Teilung des zentripetalen Fortsatzes, eine zentrale Endigungsweise, wie sie die tangorezeptorischen Elemente der Extremitäten in den echten Körpersegmentalganglien zeigen. Der zweite Apparat sind die der Chemorezeption dienenden Riechkolben (Ästhetasken) mit ebenfalls je einer bipolaren Sinnesnervenzelle, die zentrale Endigung erfolgt aber in knäuelförmiger Aufsplitterung in ein Spezialganglion (Lob. olfact. *N V*). Die motorische Innervation der Antennula ließ sich bei *Daphnia* wegen der Kleinheit der muskulären Apparate nicht aufdecken. Die periphere Endigung der Fasern in den Ästhetasken erfolgt in Form einer Art Endnetzes.

Die Antenne (zweite Antenne) hat ihre Neuropile motorischer Natur an den Schlundkonnektiven *N VI*. Die motorischen Zellen gehören verschiedenen Typen an und entsenden ihre Fasern in zwei Nerven zu den Muskeln der Antenne. Der erste Nerv — der größere zugleich — enthält auch die sensiblen Fasern, die teils von den gefiederten Borsten, teils von kleinen blassen Sinnesborsten kommen. Die ersteren Fasern bilden ein starkes Bündel, das sich in das Neuropil *IV* begibt. Die letzteren bilden T-förmige Teilungen und senden die rostralen Äste gegen das Neuropil *II*. Die Kommissur der Ganglien findet sich hinter dem Oesophagus.

Alle bisher genannten Neuropile *(I, II, IV, V, VI)* haben eine klare Beziehung zu Sinnesorganen oder Anhängen des Kopfes. Untereinander sind sie durch verschiedene Assoziationsapparate in Verbindung gesetzt. Durch diese ist auch jenes Neuropil, das einen

direkten Zusammenhang mit äußeren Organen nicht aufweist, das Neuropil *III* (der sogenannte Zentralkörper), in den Betrieb des ganzen Gehirns eingegliedert. Neuropil *III* stellt wahrscheinlich das übergeordnete Assoziationszentrum jenes Gehirnteiles dar, den wir als den primären betrachten.

Die Nerven für die Extremitäten gehen von Bauchstrangganglien aus. Es finden sich neben den motorischen Innervationen in den Füßen noch ein System bipolarer Sinnesnervenzellen den zahlreichen Borsten zugeordnet und außerdem ein diffuser Hautplexus, in welchen Zellen eingeschaltet sind.

In das letzte Ganglion münden die zentripetalen Fasern des sogenannten Schwanzborstenganglions. Die Fasern enden aber wahrscheinlich nicht hier, sondern ziehen durch das ganze Bauchmark bis in das Neuropil *IV*. Mit dem Schwanzborstenganglion hängen noch einige Zellen der dorsalen Wand des Analsegmentes zusammen.

Das Nervensystem des Darmes gliedert sich in das des Oesophagus, des Enddarmes und des Mitteldarmes. Das erste besteht aus dem Lippenring, einem Plexus in der Oberlippe, den Nerven an den Dilatores des Oesophagus; wahrscheinlich ist für ringförmige Constrictores noch ein besonderer Plexus mit eingeschalteten Zellen vorhanden. Der Enddarm zeigt einen dichten Zellplexus aus multipolaren Elementen, die an die Constrictores einen Terminalplexus abgeben. Der Mitteldarm wird von einem Plexus umsponnen, der mit dem Enddarmplexus zusammenhängt, andrerseits mindestens aus den drei hinteren Bauchganglien metamere Äste aufnimmt und einen dickeren Längsnerven erkennen läßt, der zwischen dem ersten und zweiten Antennennerven (der zweiten Antenne) entspringt. Er gibt Äste an das Herz und an die Schalenduplikaturen ab. Zelluläre Elemente fanden sich im Plexus des Mitteldarmes und dem der Haut nicht.

Das bewegliche Komplexauge der Cladoceren *(Daphniden)* sucht zum Licht eine bestimmte Stellung einzuhalten. Dieser Reflex hat sein anatomisches Substrat in dem histologischen Bau des Neuropil *IV*. Andrerseits wird auch die Antenne (zweite) vom Auge aus beeinflußt, und zwar, wie Versuche wahrscheinlich machen, nicht direkt, sondern durch die geänderten Innervationsbedingungen der Augenmuskeln. Auch dieser physiologische Zusammenhang findet im Neuropil *IV* (hinterer Teil desselben) seine Grundlage. Die gefiederten Borsten der Antenne (zweiten) und des Analsegmentes haben neben mechanischer Funktion auch Motosensibilität zu vermitteln, d. h. die zugehörigen bipolaren Zellen sprechen auf Be-

wegungen des Körpers resp. der Teile desselben an. Diese Borsten stehen daher im Dienste der Regulation der Lokomotion. Die sensiblen Apparate dieser Borsten haben im Neuropil *IV* ihre hauptsächlichste Endigung. Aus alledem schließen wir, daß das Neuropil *IV* vor allem ein Regulationszentrum für die Körperbewegung enthält, in welchem Sinne sich auch einige Exstirpationsversuche interpretieren lassen.

Die Bewegung des Darmes ist im Oesophagus eine Peristaltik; im übrigen Darmteil eine Antiperistaltik. Letztere, so weit sie sich auf den hinteren Darmteil bezieht, ist unabhängig vom Bauchmark und wird durch einen autonomen Plexus geleitet.

Das landläufige Einteilungsschema für das Arthropodengehirn in Proto-, Deuto- und Tritocerebrum läßt sich auch auf das Gehirn der Cladoceren anwenden, nur muß man eine genauere Fassung des Begriffes Protocerebrum vornehmen, insofern man im Sinne von Hatschek und Grobben das Protocerebrum in einen primären und sekundären Anteil zu zerlegen hat. Dieses erweiterte Schema gilt auch für die Malakostraken, nur ist hier der primäre Anteil fast ganz unterdrückt gegenüber dem sekundären, der eine größere Anzahl neuer Neuropildifferenzierungen erhält. Bei den Cladoceren gliedert sich daher das Gehirn in:

Protocerebrum: α) primär: *NIa, b*, *NII* u. *NIII* (?).
β) sekundär: *NIVa, b* + opt. Gangl.
Deutocerebrum: *NVa, b*.
Tritocerebrum: *NVI 1, 2*.

Diese Einteilung ist aber nur eine topographische; morphologisch sind die einzelnen Teile nicht gleichwertig. Trito- und Deutocerebrum betrachten wir als Neuromere, d. i. als echte Bauchmarkganglien, die an einen präoral gelegenen Teil herangerückt sind. Dieser präorale Teil war ursprünglich gebildet durch das primäre Protocerebrum; später mit dem Entstehen der neuen Sehsphäre der Komplexaugen entwickelte sich noch das sekundäre Protocerebrum. Auch das Protocerebrum als ein Neuromer anzusehen, liegt in den Verhältnissen bei den Cladoceren kein Grund vor. Die Neuromerie spiegelt die Metamerie des Kopfes wider. An diesem halten wir demnach das Antennen- und das Antennulensegment für echte, ehedem postorale Segmente. Das Augensegment ist mit den Körpersegmenten nicht zu vergleichen.

Zum Schluß komme ich der angenehmen Pflicht nach, meinem hochverehrten Chef, Herrn Univ.-Prof. Dr. C. J. Cori für die vielen

Ratschläge und die Einräumung der nötigen Arbeitszeit aufs herzlichste zu danken.

Triest, 20. Juni 1913. K. k. zoolog. Station.

Nachschrift.

Vorliegende Arbeit war schon in Druck gegeben, als eine Arbeit über unseren Gegenstand in der Jenaischen Zeitschrift, Bd. 50, H. 4 (1913) erschien, mit der wir uns noch nachträglich auseinandersetzen müssen. Kurt Klotzsche wollte ursprünglich vergleichend das Medianauge der Cladoceren untersuchen, stieß auf große technische Schwierigkeiten und beschränkte sich auf Behandlung des günstigsten Objektes, der *Daphnia magna*. Was er in fast 3jähriger Arbeit noch an anderen Organsystemen fand, teilt er zugleich mit.

Uns interessieren seine Ausführungen über das Nebenauge, die Frontal- und Nackensinnesorgane und die Tastantenne.

Bezüglich des Nebenauges kommt er auf Grund von Schnittserien zu dem Schluß, daß es aus 4 Pigmentbecherocellen aufgebaut sei, von denen einer nach vorn oben, einer vertikal abwärts und zwei je nach den beiden Seiten gerichtet sind. Am *Daphnia*-Auge konnte ich die Vierzahl der Becher nicht finden, wohl aber nahm ich diese Zahl für *Simocephalus* in Anspruch. Überhaupt waren die Ergebnisse der Vitalfärbung bezüglich des Nebenauges nicht günstig. Doch einen Punkt müssen wir noch erwähnen: er betrifft die Form der Zellen. Während ich die gefärbten Zellen kugelig fand, so wie sie auch bei Retzius bei Golgi-Behandlung erscheinen, sind sie in den Bildern von Klotzsche und auch schon bei Claus von prismatischer Gestalt. Der Grund für dieses verschiedene Verhalten ist mir nicht klar. Der Autor macht ferner das Vorhandensein von Stiftchenräumen an den Sehzellen wahrscheinlich. Über die Existenz von Linsen will er sich nicht bestimmt äußern. Schließlich zeigt der Verfasser, daß zwischen dem Grad der Ausbildung des Nebenauges und des Komplexauges ein inneres Verhältnis besteht.

Mehr berührt werden unsere obigen Mitteilungen durch das, was Klotzsche über die Frontal- und Nackensinnesorgane (Scheitelsinnesorgan) berichtet.

Er findet auf seinen Schnitten die zwei Endzellen des Frontalorgans und ihre beiden ganz aneinander liegenden Nerven (Fasern), die vom vorderen Teil des Nebenauges abgehen. Ich konnte an meiner *Daphnia*-Form das Frontalorgan in dieser Form nicht auf-

finden, wohl aber bei *Simocephalus*. Da aber hier die Fasern nicht vom Nebenauge selbst, sondern unmittelbar vom Gehirn abgehen, sieht man zwei getrennte Fasern nach vorne verlaufen. Dies erinnert sehr an das Verhältnis bei den Copepoden, wo auch die Frontalnerven, je einer rechts und links am Gehirn entspringen, dann aber sich mit dem Nerv des Medianauges äußerlich zusammenlegen, so z. B. bei *Eucalanus*. Fehlt hingegen das Medianauge, wie bei *Haloptilus longicornis*, so sind die Frontalnerven stets getrennt. Die Unpaarigkeit des Organs bei *Daphnia magna* ist dann vielleicht nur eine scheinbare. Nebst diesem Frontalorgan, unserem medialen, unterscheidet Klotzsche noch ein „Frontalorgan im weiteren Sinne", einen kompakten Zellkomplex in der Stirnregion von *Daphnia magna*. Eine nervöse Verbindung hat er für diese Zellen nicht gefunden, wohl aber möchte er sie annehmen.

Von den Zellen des Nackensinnesorganes sagt er, daß sie meist ein gelapptes, amöbenartiges Aussehen besitzen; der Kern ist selten ganz rund. Vakuolen sind für die Zellen sehr charakteristisch; bisweilen fand er diese mit einem Sekret erfüllt, das hinsichtlich seiner Farbreaktion stark dem Chitin glich. Die Matrixzellen oberhalb der Organzellen sind stark abgeplattet und durch Fortsätze mit den letzteren verbunden. Dem ganzen Habitus nach hält daher der Autor die Zellen für Drüsenzellen, deren Bestimmung es offenbar ist, die Matrixzellen bei Bedarf mit Sekret zu versorgen. Diese Drüsen stellen also vielleicht eine Art Reservoir dar, von dem aus Stoffe, welche für die Cuticulabildung von Bedeutung sind, in die Leibeshöhlenflüssigkeit übertreten. Eine gleiche physiologische Funktion wird auch den „Frontalorganen im weiteren Sinne" zugeschrieben.

Klotzsche folgt der Anschauung Hérouards, der ebenfalls die Organe für eine Art Drüsen erklärt hat. Wir nehmen sie, dem Beispiel der meisten übrigen Untersucher folgend, als Sinnesorgane in Anspruch und machen gegen Klotzsche folgendes geltend.

Die Zellen waren an meiner *Daphnia* in vivo nie gelappt oder amöbenartig; wohl aber stellte sich die Formänderung häufig nach Behandlung mit Reagentien ein (mit Hämatoxylin gefärbte Totopräparate). Daher halte ich diese Gestalt für ein Kunstprodukt und rechne dahin auch die Fortsätze zwischen ihnen und den Matrixzellen, falls es sich hierbei nicht um fibrilläre Stützstrukturen handelt. Was spricht dann eigentlich für eine Drüsenzelle? Die Vakuolen und das chitinartige Sekret? Falls die ersteren nicht artifiziell sind — sie fehlen auf einer Abbildung, wo die Zellen kom-

pakt sind und finden sich scheinbar nur in den „gelappten" Zellen — bieten sie für uns keine Schwierigkeit, denn der Autor hebt für die Zellen des Nebenauges — und wir vermuten ja gerade eine Beziehung zu den Medianaugen — hervor, daß reduzierte Formen „Vakuolen" enthalten, als Degenerationszeichen gewissermaßen. Bezüglich des chitinartigen Sekretes aber möchte ich vermuten, daß es sich hierbei um einen Rest der oben zwischen den beiden Zellen gelegenen Basalplatte handle. Diese stark lichtbrechenden Gebilde machen ja auch schon in vivo den Eindruck von „cuticularen" Stäben. Von diesen so charakteristischen Gebilden scheint aber bei der von KLOTZSCHE untersuchten Form schon nicht mehr viel vorhanden zu sein. Was spricht also für eine Drüse? Ein klares Merkmal (Ausführungsgang) ist nicht vorhanden, die Indizien, wie Lage an der Matrix, Vakuolen und chitinartiges Sekret, bereiten unserer Anschauung keine Schwierigkeit.

Was spricht nun für ein Sinnesorgan? Vor allem die Innervation, sowohl ihrer Stärke als auch ihrer Art nach. Es wäre auffällig, wenn eine Drüse eine so starke Nervenversorgung besäße, wo doch z. B. die gewiß nicht kleinen Drüsen in der Oberlippe nur von feinen Fasern des dort liegenden Plexus innerviert werden. Aber vor allem die Beziehung der Zelle zur Nervenfaser — es geht der Zelleib direkt in diese Faser über — spricht für eine Sinnesnervenzelle. Noch mehr deutet in derselben Richtung der Verlauf der Fibrillen in der Zelle selbst; in einer Drüsenzelle würde man eher ein Fibrillengitter zu erwarten haben. Meine Schilderung der betreffenden Dinge ist aber auch schon durch eine Abbildung bei FISCHEL beglaubigt. Offenbar ist das eigenartige kegelförmige Gebilde, das er beschreibt, nichts anderes als der Komplex zweier eng aneinander stoßender Endzellen. Das Alizarinkorn in der Mitte unserer Basalplatte — durch Alizarin bis tief schwarz färbbar — sein Fibrillenbäumchen, das etwas schematisch dargestellte Eintreten der Fibrillen und die Granula, die er rings im Kreis um das zentrale Gebilde herum findet, sind wohl die Knötchen, in denen wir die Fibrillen endigen sahen. Dieser ganze nervöse Apparat spricht für ein Sinnesorgan.

Ferner, wenn die Zellen Drüsen wären, müßten die Fasern effektorische Axone sein, deren Zellen im Gehirn zu suchen sind. Nun konnten wir aber zeigen, daß die Fasern im Neuropil endigen, ohne weiteren Zusammenhang mit einer Zelle. Das heißt aber, daß die fraglichen Zellen des Scheitelsinnesorganes nicht nur keine Drüsenzellen, sondern auch keine Sinneszellen (Anaxone), sondern

eben Sinnesnervenzellen sind. Will man mit der Launenhaftigkeit der Methylenblaumethode entgegnen, so weise ich einerseits darauf hin, daß ich mit dieser Methode ohne weiteres die motorischen Kerne z. B. des gewiß zarten Augenmuskelnerven aufweisen konnte; andrerseits aber in den vielen gelungenen Präparaten die betreffenden Fasern immer eine Aufsplitterung zeigten, wie sie Endzweige einer Faser besitzen, indem das Kaliber der Faser gegen das Zentrum zu an Dicke abnahm.

In zweiter Linie führen wir vergleichend-anatomische Argumente an. Es kann wohl keinem Zweifel unterworfen sein, daß die Frontalorgane der Branchiopoden und der Cladoceren aufeinander bezogen werden müssen; an der nervösen Natur der ersteren ist aber nach den Arbeiten von Nowikoff nicht zu zweifeln.

Gegenüber der Anschauung von Klotzsche halten wir demnach daran fest, daß Frontal- und Scheitelsinnesorgane (mediale und laterale Frontalorgane) Sinnesorgane resp. Rudimente solcher darstellen, und zwar solche, die wahrscheinlich auf Lichtperzeption bezogen werden müssen.

Bezüglich der Antennule interessiert uns besonders eine Angabe hinsichtlich der Fibrillenversorgung der Aesthetasken (Leydigsche Cuticularfäden). Wir fanden als nervösen Endapparat ein Fibrillennetz, in das eine Fibrille einzuführen schien, während eine andere hinausführte; aber diese Fibrillen in der Basis der Aesthetasken oder gar in der peripheren Faser der Sinnesnervenzellen zu beobachten, war uns nicht gelungen; gerade aber an diesen Stellen vermochte Klotzsche die zwei Fibrillen nachzuweisen, während er von der Endigung nichts weiter erwähnt. Durch dieses Zusammenstimmen der Befunde ist aber auch noch gezeigt, daß die Innervation cuticularer Hautgebilde bei Crustaceen wahrscheinlich auch in anderen Fällen nicht so einfach erfolgt, wie sie meistens angegeben wird.

Zum Schlusse erwähnt Klotzsche noch eine „Nebentastborste" an der Antennule. Es handelt sich hierbei offenbar um das, was wir als Grobbens Primärborste angeführt haben.

Literaturverzeichnis.

Alexandrowicz J. St., Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der Crustaceen. Jenasche Z. f. Naturw., Bd. 45, 1909.

Berger E., Untersuchungen über den feineren Bau des Gehirnes und der Retina der Arthropoden. Arb. zool. Inst., Wien 1878.

Bethe A., Das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44, 50, 51. 1895—1897, 1898.

Carlton, The brain and optic ganglion of *Leptodora hyalina*. Anat. Anzeiger, Bd. 13, 1897.

Claus C., Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden etc. Z. f. wiss. Zool., Bd. 27, 1876.

— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zoolog. Inst. Wien, Bd. 6, 1886.

— Das Medianauge der Crustaceen. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 9, 1891.

Cunnington H. A., Studien an einer Daphnide, *Simocephalus sima*. Jenasche Z. f. Naturw., Bd. 27, 1903.

Ewald T. Wolfgang, Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren. Biol. Zentralbl., 30, 1910.

Fischel A., Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren. Internat. Revue d. g. Hydrob. etc., Bd. 1, 1908.

— Zur Anatomie des Nervensystems der Entomostraken. Zool. Anz., Bd. 33, 1908.

Giesbrecht W., Handbuch d. Morphol. von Lang (Crustaceen), II. Aufl., 1913.

Goodrich Edw., Relation of Arthropod head to Annelid Prostomium. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. 40, 1898.

Grobben K., Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arb. zool. Inst., Wien, Bd. 2, 1879.

— Die Entwicklung von *Cetochilus septentrionalis Goodsir*. Arb. zool. Inst., Bd. 3, 1801.

Hatschek B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenasche Zeitschrift f. Naturw., Bd. 9, 1877.

Heymons R., Die Entwicklungsgeschichte der Skolopender. Zoologica, H. 33, 1901.

Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1890.

Krieger, Über das Zentralnervensystem des Flußkrebses. Z. f. wiss. Zool., Bd. 33, 1880.

Leydig F., Naturgeschichte der Daphniden, 1860.

Miltz O., Das Auge der Polyphemiden. Zoologica, H. 28, 1899.

Moroff Th., Cyto-histogenetische Studien. Zool. Jahrb., Anat. Ontog., Bd. 34, 1912.

Nowikoff M., Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis L.* Z. f. wiss. Zool., Bd. 78, 1905.

Nowikoff M., Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Z. f. wiss. Zool., Bd. 79, 1905.

— Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. Z. f. wiss. Zool., Bd. 81, 1906.

Rádl Em., Neue Lehre vom zentralen Nervensystem. Leipzig 1912.

Rath O. vom, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Z. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1896.

Retzius Gust., Zur Kenntnis des Nervensystems der Daphniden. Biol. Untersuch., N. F., 13, 1906.

Samassa P., Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Cladoceren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1892.

Spencer W. K., Zur Morphologie des Zentralnervensystems der Phyllopoden. Z. f. wiss. Zool., Bd. 71, 1902.

Viallanes M. H., Etudes histol. et organolog. sur les Centres nerv. et les organes des sens. Annal. sc. nat., série 7, 14, 1893.

Woltereck R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sog. Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren. Zoologica, H. 67 II, 1913.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Gehirn von der ventralen Seite (Kombinationsbild).

Fig. 2. Gehirn von der Seite (Kombinationsbild). Die motorischen Elemente sind in roter, die sensiblen in blauer, die Assoziationselemente in schwarzer Farbe eingezeichnet.

og_1 = erstes optisches, og_2 = zweites optisches } Ganglion.
NIa, b = die beiden ventrolateralen Pileme für das Scheitelsinnesorgan.
NII = zentrales Pilem für das Medianauge.
$NIII$ = sogenannter Zentralkörper; Assoziationszentrum des ancestralen Vorderhirns.
$NIVa, b$ = die beiden dorsolateralen Neuropile (sekundäres Gehirn).
NVa, b = Neuropile der ersten Antennen (Lob. olfact.).
NVI_1, NVI_2 = Neuropile der zweiten Antenne.
of = optische Faserbündel.
D = Nerv zum Scheitelsinnesorgan.
fr = Frontalorgan.
md = Medianauge.
A_1 = Nerv der ersten Antenne.
A_2, a_2 = großer und kleiner Nerv der zweiten Antenne.
ob = Ganglion des Lippennerven.

Fig. 3. Medianauge mit Methylenblau gefärbt. (Obj. 7, Oc. 4.)

Fig. 4. Ein Zellenpaar des Scheitelsinnesorganes. Die Endigung der Neurofibrillen in kleinen Knötchen. (Obj. 7, Oc. 4.)

Fig. 5. Eine blasse Sinnesborste von der zweiten Antenne mit zugehöriger Sinnesnervenzelle und austretender Neurofibrille; Matrixzellen der Borste. (Immers. $^1/_{12}$. Comp. Oc. 8.)

Tafel II.

Fig. 1. Die optischen Ganglien (von der Seite; Kombinationsbild). In roter Farbe die einstrahlenden optischen Fasern; schwarz die intraganglionären Assoziationszellen (Lokalzellen); blau die Zellen der fortschreitenden Bahn.

Fig. 2. Frontalorgan und Neuropil *I* (*Daphnia* von Triest). (Obj. 7, Oc. 4.)

Fig. 3. Medianauge und Frontalorgan von *Simocephalus retulus* (Methylenblau). (Obj. 7, Oc. 4.)

Fig. 4. Nerven der zweiten Antenne; rot die motorischen Anteile; blau die sensiblen Portionen.

A_2 = der große, vordere Nerv.

a_2 = der kleine, hintere Nerv. — (Kombinationsbild.)

Über den Pericardialsinus einiger Decapoden.

Von **Otto v. Wettstein**, Wien.

(Mit 2 Tafeln.)

Obgleich der Pericardialsinus bei dieser Ordnung der Crustaceen schon häufig beobachtet und untersucht worden ist, so sind doch die bisherigen Angaben teils unzureichend, teils strittig. Dieselben betrafen in erster Linie das Vorhandensein von Muskeln im Pericardialseptum, den vollständigen Abschluß des Sinus nach vorne und hinten, seine dorsale Bedeckung und seine physiologische Funktion.

Die älteste Arbeit, die sich nicht nur mit der bloßen Konstatierung des Pericardialsinus begnügte, stammt von V. Audouin und H. Milne Edwards aus dem Jahre 1827. Diese Autoren fanden nach Abheben des dorsalen Panzers bei Decapoden mehrere Membranen, die noch das Herz bedecken. Die am tiefsten liegende ist durchscheinend, sehr dünn und ihr Anblick erinnert an die *„tuniques séreuses“* der Wirbeltiere. Sie ist eine Art peritonealer Membran, welche sich nach Bekleidung des Panzers herabkrümmt, die unter ihr liegenden Organe teilweise umgibt und gleichzeitig mit einer einfachen Hülle versieht. Verlängerte Blättchen lösen sich ab und bilden für die Muskeln, welche das Herz an den benachbarten Teilen befestigen, Scheiden. Mit dieser „sich herabkrümmenden Membran, die die darunterliegenden Organe bekleidet“, ist vielleicht das Pericardialseptum gemeint, und es scheinen die erwähnten Autoren einen vollkommenen Abschluß des Pericardialraumes anzunehmen.

H. Straus-Dürkheim hält das Pericardialseptum der Crustaceen und Arachniden für eine *„oreillette“*, welche als membranöses Futteral von allen Seiten das Herz „wie ein Pericard“ einschließt. In diesem ist das Herz durch die Arterien, welche die *oreillette* durchbohren, und durch besondere Ligamente aufgehängt. Die

oreillette besteht aus zwei Häuten: Die äußere liegt unmittelbar unter der Schale, an welcher sie fest angewachsen ist. Sie ist von longitudinal-faseriger Struktur, scheint aber nicht muskulös zu sein. Die innere [das Septum] ist viel dichter und glatter und hat sehr feine transversale Fasern. Diese beiden Häute sind [am Rande] so innig miteinander vereinigt, daß es schwer ist, sie zu trennen. Die Herzligamente sind deutlich gespannt, von sehr festem Gewebe, aber sehr dünn.

Lund und Schultz haben die Verhältnisse des Pericardiums bei *Maja squinado* untersucht und gefunden, daß sich unter dem Herzen eine feine Membran, welche oberhalb der Leber und den Genitalorganen liegt und sich an den Seiten anheftet, ausspannt. Eine andere ähnliche, zarte Membran geht über dem Herzen, und zwar an dasselbe in der Mitte seiner oberen Fläche angeheftet, gleichfalls nach den Seiten. Vorne und hinten vereinigt sie sich mit der unteren Membran. Das Ganze bildet einen geschlossenen Sack, in dessen Mitte das Herz liegt.

Zu fast gleichen Resultaten gelangt Aug. Krohn bezüglich des Pericardiums beim Flußkrebs. Auch er sagt, daß die ventrale Membran, nachdem sie sich vorne umschlägt, an den Rückenschild stößt. Die obere Wand des „Vorhofes" übertrifft die untere an Zartheit und ist vermöge des gefärbten Schleimgewebes dem Rückenschild dicht angefügt. Der Vorhof *„Pericardium"* ist keiner Kontraktion fähig, da er zu feste Verbindungen mit den Nachbarteilen eingeht.

Krohn ist der Einzige, der das Pericardialseptum von der Ventralseite aus präpariert hat; auf den Vorteil dieser Methode werde ich später hinweisen. Auf der seiner Arbeit beigegebenen Tafel bildet er in Fig. IV das Pericardium von der Ventralseite ab.

H. Milne Edwards gibt dann in seinen „Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée" etwas genauere Darstellungen in anatomischer und physiologischer Beziehung. Der Pericardialsinus der Decapoden ist vom darunterliegenden Visceralraum durch eine membranöse Decke getrennt und von allen Seiten mit Ausnahme der Einmündungen der *Vasa branchio-cardiaca* geschlossen. Bei den Brachyuren ist er hinten durch den Rand des ersten Abdominalsegmentes, welches ziemlich weit in das Innere des Thorax vordringt, begrenzt und daher nicht viel größer als das Herz; bei den Macruren erstreckt sich der Sinus bis zum Hinterrand des Panzers. In der Mitte des Sinus ist das Herz mittelst muskulöser

Fasern und der Arterien frei aufgehängt. Erstere sollen auch durch ihre Kontraktion die Diastole des Herzens bewirken.

Bei allen diesen Crustaceen erreicht die Gesamtheit des Blutes, nachdem sie den Kiemenapparat durchlaufen hat, das Herz. Wenn einige Anatomen annehmen, daß sich das venöse und arterielle Blut mische, um dann erst von der Herzpumpe wieder aufgenommen zu werden, so kommt das nur daher, daß ihnen die Existenz einer Membrandecke, welche den Pericardialraum vollkommen vom darunterliegenden venösen Sinus abschließt, unbekannt war. Dieser Verschluß ist allerdings bei unvorsichtigen Injektionen des Sinus sehr leicht zu zerreißen, doch gut geleitete Injektionen lassen, wie es Milne Edwards scheint, keinen Zweifel übrig, daß der Verschluß dieses Blutbehälters ein vollkommener ist.

In einer Anmerkung berichtigt Milne Edwards seine frühere Annahme dahin, daß das Blut sich auch auf die Oberseite des Herzens ergießt, dieses Organ folglich im Blute badet und daß die Vasa branchio-cardiaca sich nicht direkt an die Herzklappen anschließen.

Er meint ferner, daß der von anderen Anatomen gebrauchte Name *„oreillette“* (Straus-Dürkheim) nur einer „kontraktilen Tasche“, einem Nebenherzen, oder einem *„coeur principal“* zukomme und daher auf das Blutreservoir der Krebse, welches er einen Pericardialraum nennt, nicht angewendet werden kann, da es kein pulsierendes Organ sei.

Brocchi hat das Pericardialseptum der Languste untersucht und gefunden, daß das Herz an diesem mit Hilfe einer Art „muskulöser Taue“ an mehreren Stellen befestigt ist. Im Septum findet er nicht nur Bindegewebe, sondern auch eine beträchtliche Menge quergestreifter Muskelfasern. Deshalb erscheint ihm der Ausdruck *„oreillette“* von Straus-Dürkheim eher annehmbar, weil unter diesen Umständen doch eine Kontraktilität der Pericardialtasche möglich ist; er sagt ferner: „Ich glaube daher, ohne den Pericardialraum mit einer *„oreillette“* vergleichen zu wollen, daß man ihm eine Rolle bei der Zirkulation zuweisen könnte, so zum Beispiel, daß er das Blut auf seinem Wege von den Kiemen zum Herzen befördern hilft“. Brocchi erwähnt auch, daß er glaube, das Vorkommen von Muskeln im Pericardialseptum bei den Wirbellosen sei nicht nur auf die Crustaceen beschränkt.

Brocchi ist sonach der Erste, der die Muskeln des Pericardialseptums erwähnt und ihnen eine physiologische Funktion beim Kreislaufe zuschreibt.

Dogiel kommt bei der Languste zu fast gleichen Resultaten. Ihm verdanken wir die erste eingehende Beschreibung der ventralen Pericardialwand. Er findet, daß diese die Gestalt einer weiten Tasche besitzt, indem sie das Herz von der Leibeshöhle trennt, vorne und hinten aufsteigt und sich am Rückenpanzer inseriert. Auch er findet im Pericardialseptum eine große Menge Muskelfasern, die sich von der Mitte der Membran gegen die Peripherie radial-strahlenförmig verteilen. An der Peripherie treten sie am stärksten auf. In der Mitte des Septums aber, das heißt in jenem Teile, der sich unter dem Herzen selbst befindet, gibt es keine Muskelfasern.

Die Fasern, die sich an das Herz anheften, enthalten nach Dogiel keine Muskelelemente, sondern bestehen aus Bindegewebe allein. Sie können aber als Ligamente bezeichnet werden und endigen in der ventralen Pericardialmembran.

Die Muskelfasern des Septums werden von Nerven versorgt.

Béla Dezsö bestreitet die Angaben Dogiels. Er sagt in seiner Arbeit „Über das Herz des Flußkrebses und Hummers“: „Das Pericardium liegt auf der Muskulatur des Herzens und besteht aus einer elastischen Schicht von elastischem Bindegewebe mit spärlichen, kleinen Kernen, auf welche eine Schichte von gewöhnlichem Bindegewebe folgt. Im Pericardium gibt es keine Muskelelemente, wie von Dogiel angenommen wurde“.

Plateau unterscheidet beim Pericardialsinus der Decapoden ein dorsales Gewölbe und einen ventralen, ebenen Boden. An einem Querschnitt durch den Körper in der Herzmitte sieht man, daß die Form des Sinus tunnelförmig ist. Das Gewölbe des Sinus ist stark pigmentiert, besteht aus Bindegewebe und hängt am Hypoderm des Panzers. Histologisch und anatomisch repräsentiert es eine Wandpartie, die sicher unbeweglich und passiv ist. In der Lateralregion kleiden die Sinuswände die obere und innere Partie der Epimeren aus, senken sich dann nach unten unter die Streckmuskeln des Abdomens und bilden den Boden. Dieser Pericardialboden [Septum] ist mehr oder weniger konvex gegen oben. Die Haut des Sinus ist eine sehr feine Lamelle von Bindegewebsnatur. Nur die Seiten sind muskulös und enthalten eine einzige, außerordentlich dünne Schichte quergestreifter, paralleler Fasern, welche vom Lateralrand gegen die bindegewebige Mitte gerichtet sind. Das Bindegewebe nimmt ein Drittel der ganzen Breite ein.

Der Pericardialsinus hat keine anderen natürlichen Öffnungen als die Vasa branchio-cardiaca. Der Pericardialsinus ist ein passiver

Sack. Seine Wölbung ist absolut unbeweglich, sein dünner, muskulöser Boden hat vielleicht die einzige Funktion, die bindegewebigen Fasern des Herzens, die keine Muskelelemente enthalten und sich am Septum ansetzen, in einem Zustande mäßiger Spannung zu erhalten. Die Pericardialwände üben keinen Druck auf das Blut aus und zeigen keine Kontraktion.

Claus glaubt annehmen zu müssen, daß bei Decapodenlarven (*Phyllosoma* und *Zoëa*) außer durch die Vasa branchio-cardiaca Blut auch direkt von der Schalenduplikatur, und zwar von hinten her, in den mittleren erweiterten Abschnitt des Pericardialraumes eindringt. Eine geringe Blutmenge soll auch von vorne, zur Seite des Aortenursprunges in den Pericardialraum gelangen. Ob Claus gleiche Verhältnisse auch für die erwachsenen Tiere annimmt, geht aus seiner Arbeit nicht hervor.

Cuénot behandelt die Ausdehnungsverhältnisse des Pericards bei Decapoden, über welche er in der Literatur nichts fand. Das Pericard ist meistens zweimal länger als das Herz und umschließt nicht nur dieses, sondern auch einen Teil der Gefäße, welche das Herz verlassen. Bei den Krabben nimmt das Pericard mindestens die Hälfte der Länge und ein gutes Drittel der Breite des Thoraxinneren ein. Bei *Paguristes maculatus*, einer sehr schmalleibigen Art, ist die Pericardialtasche nach Cuénot fast nicht unterscheidbar und ohne nennenswerte Ausdehnung. Bei allen Formen aber entbehrt das Pericard der Kontraktion.

E. J. Allen scheint es, daß die Pericardialhöhle bei Larven von *Palaemonetes* dorsalwärts durch das Ectoderm begrenzt sei, hält es aber doch für wahrscheinlicher, daß eine Schichte von Mesoderm (!) im Ectoderm liegt, obgleich er dasselbe nicht auffinden konnte. Zweifellos sei aber eine solche Schichte beim erwachsenen Tiere vorhanden, sie ist aber sehr dünn und besitzt außerordentlich kleine Nuclei.

In Fig. 18 und 19 seiner Tafeln gibt Allen Querschnitte durch das Pericardium von *Palaemonetes*-Larven, die aber keine Details erkennen lassen.

Im Jahre 1894 ergänzt Dogiel die Beobachtungen seiner früher zitierten Arbeit durch Untersuchungen bei der Languste, dem Hummer, Flußkrebs und einer Krabbe. Er schreibt: „An der Peripherie besteht es (das Pericardialseptum) aus stark ausgebildeten Muskelfasern und in der Mitte aus einer sehnigen Fläche. Diese Membran bildet mit den andern Teilen, welche das Herz umgeben,

und der dorsalen Bedeckung einen Sack, der das Herz umschließt und schon mehr an einen Herzbeutel erinnert."

Die innere und äußere Fläche des „Herzbeutels" soll von einem flachen Epithel bedeckt sein.

Durch Versuche stellt Dogiel ferner fest, daß bei Reizung der Nerven des Septums oder der in demselben liegenden Muskeln selbst, ein Stillstand des Herzens in der Diastole hervorgerufen werden kann. Die ventrale Pericardwand besitze also ähnliche Funktionen wie der Vorhof der Wirbeltiere und die Flügelmuskeln des Insektenherzens.

Auf seiner, der Arbeit beigegebenen Tafel bildet er in Fig. 3 das angebliche Epithel des Septums, in Fig. 10 die Nervenverteilung im Septum und in Fig. 6 das Septum selbst (vom Flußkrebs) mit seinen Muskeln, allerdings unzureichend, ab.

Coutière scheint in seinen sehr unklaren Ausführungen das Pericardium für nicht geschlossen zu halten. Er schreibt in seiner Monographie der *Alpheiden*, daß das Herz in einem weiten, membranösen Pericard liegt, welches es nicht vollständig ausfüllt und an dessen Seiten es durch einen „Systemkomplex" von ligamentösen Bändchen befestigt ist, und sagt dann später: „Das Pericard legt sich vorne an der Stelle des Austrittes der vorderen Arterie enger an das Herz und liegt nach unten mit der anderen Seite auf den Genitaldrüsen. Es erstreckt sich seitwärts als eine trichterförmige Höhlung, welche die Einmündung *(atrium)* der Vasa branchio-cardiaca umfaßt."

Ferner: „die Verästelungen (der Blutlacunen)....., welche gegen den proximalen Teil der Mandibeln unterhalb der Spitze der ersten Pleurobranchie konvergieren, ziehen darauf unter der Lateralwand des Körpers in Form eines schlecht begrenzten Sinus hin, welcher in das Pericard mündet. Ein anderes Gefäß oder vielmehr eine schmale Lacune folgt dem äußeren Rande jeder *„branchiostégite"* über ihre ganze Ausdehnung und scheint sich gleicherweise in das Pericard zu ergießen.

Die Arterieninjektionen, wenn schlecht gelungen, haben oft den Vorteil, daß sie in das Pericard, in die Vasa branchio-cardiaca und in die Blutlacunen eindringen und mit bewundernswerter Klarheit das fragliche Netz zeigen."

In Fig. 6 seiner I. Tafel scheint Coutière einen Teil des Pericardialsinus für „Ligamente, welche das Herz umgeben", zu halten.

In Bronns „Tierreich“ wird außer den ganz allgemeinen, bekannten Verhältnissen des Pericardialsinus bei den Decapoden nur erwähnt, daß das Pericardium gleich der Grundsubstanz des Herzens aus Bindegewebe besteht.

S. Malaczyńska, die das Bindegewebe bei *Astacus* und *Carcinus* histologisch untersuchte, fand die schon von Dogiel und Plateau erwähnten Muskeln im Pericardialseptum und gibt an, daß dieselben gegen die Mitte in sehnige, starke Fasern übergehen. Die untere und obere Fläche des Diaphragmas, wie sie das Septum nennt, sei auch von einer homogenen Membran ausgekleidet, das Bindegewebe blättrig entwickelt, und auch Leydigsche Zellen mit Faserdifferenzierungen kämen vor. Die Pericardialwände weisen fast ausschließlich denselben Bau wie die äußere Hautbedeckung auf.

Malaczyńska zitiert auch Stecka, dessen Arbeit über *Astacus fluviatilis* mir nicht zugänglich war. Dieser fand den Pericardialsinus von oben durch eine homogene Membran geschlossen und gibt an, daß er sehnige Endigungen der diaphragmalen Muskelfasern in den seitlichen unteren Herzligamenten bemerkt hat.

Einer neuesten Arbeit, „Beitrag zur Anatomie und Histologie der *Euphausiiden*“ von F. Raab, sei hier noch gedacht. Wegen der nahen Beziehungen der Euphausiiden zu den Decapoden ist es nicht uninteressant, daß Raab bei diesen einen vollständigen Abschluß des Pericardialraumes, Muskelfasern in den lateralen Teilen des Pericardialseptums und keine eigene dorsale Begrenzungswand des Sinus gefunden hat.

In den Arbeiten von Bergh, Bouvier, Gądzikiewicz Huxley, Issel und Polimanti ist über die genaueren Verhältnisse des Pericardialsinus und seiner Wände nichts zu finden; sie erwähnen ihn entweder nur flüchtig oder stützen sich auf die Angaben eines der oben erwähnten Autoren.

Trotz dieser ziemlich umfangreichen Literatur herrscht über die baulichen Verhältnisse des Pericardialsinus noch nicht die gewünschte Klarheit und ich habe mit den hier niedergelegten Ergebnissen meiner Untersuchungen versucht, zu ihrer Feststellung beizutragen. Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. Karl Grobben, und es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm an dieser Stelle für die Anregung, seine liebenswürdige Unterstützung und die Überlassung

eines Arbeitsplatzes in seinem Institute meinen besten Dank auszudrücken. Auch den Herren Professoren Dr. Th. Pintner und Dr. F. Werner bin ich für das Interesse, das sie am Verlaufe meiner Arbeit nahmen, zu Dank verpflichtet.

Zur Untersuchung wählte ich: *Leander (Palaemon) spec.*, *Athanas nitescens* Leach, *Virbius viridis* Otto, *Astacus gammarus* L., *Potamobius astacus* L., *Pagurus calidus* Risso, *Pagurus striatus* Latr., *Clibanarius misanthropus* (Risso), *Maja squinado* Latr. und *Carcinides (Carcinus) maenas* Leach.

Besonders genau untersucht wurden davon *Maja squinado*, *Potamobius astacus*, *Pagurus calidus*, *Clibanarius misanthropus* und *Leander*.

Als beste Konservierungsflüssigkeit erwies sich 4% Formol oder Formol-Alkohol (1 Teil Formol, 9 T. dest. Wasser, 10 T. 95% Alkohol). Für Schnitte wurden die kleinen Arten auch in Perényis Gemisch konserviert. Bei großen Tieren, besonders bei den Meerspinnen, wurde vor der Konservierung der Rückenpanzer geöffnet, um der Flüssigkeit leichter Eintritt zu verschaffen.

Mikroskopische Schnittserien, sowohl durch den ganzen Körper der kleinen Arten, als auch durch das Pericardialseptum allein, wurden entweder mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder mit Delafields Alaunhämatoxylin und nachträglicher Orangefärbung in 100% Alkohol oder mit Delafields Alaunhämatoxylin und Nachfärbung mit Säurefuchsin und Pikrinsäure behandelt. Von diesen Methoden verdienen die beiden letzteren jedoch den Vorzug, und besonders die dritte Färbungsart zeigte außerordentlich klare instruktive Bilder.

Hier möchte ich noch besonders hervorheben, daß bei großen Krebsen eine Präparation des Septums von der Ventralseite einer solchen von der Dorsalseite bei weitem vorzuziehen ist. Nicht nur, daß die Verhältnisse des Pericardiums nach vorsichtigem Wegpräparieren der darunterliegenden Organe viel besser zur Anschauung kommen, als wenn man sie von oben betrachtet, verhütet man bei dieser Methode auch leichter eine Verletzung des zarten Septums. Der genaue Verlauf der seitlichen und besonders der vorderen und hinteren Grenze des Pericardialraumes ist fast nur bei einer ventralen Präparation festzustellen.

Von den zitierten Autoren war, soweit aus ihren Arbeiten zu entnehmen ist, Krohn der einzige, der diese Methode anwendete.

Lage und Form des Pericardialsinus und des Septums.

Der Pericardialsinus stellt sich als eine Tasche dar, in welcher das Herz mittelst seiner Ligamente frei aufgehängt ist. Er wird dorsal und lateral durch die Körperwand, ventral vorne und hinten durch das Pericardialseptum begrenzt. Die Körperhaut, beziehungsweise ihr Bindegewebe und das Pericardialseptum sind ringsherum miteinander in Zusammenhang und schließen das Pericardium vollständig gegen den Visceralraum ab. Die einzigen Öffnungen sind die Einmündungen der Vasa branchio-cardiaca.

Die Breite des Pericardialraumes sowie auch die des Septums wird immer durch den Abstand der inneren Körperwände voneinander bestimmt, zwischen welchen er liegt. Bei den Brachyuren *(Maja, Carcinides)* ist der Pericardialsinus daher in der Mitte sehr breit, nach vorne und hinten schmäler und von unten gesehen von ovaler Form (T. I, Fig. 1). Bei den Carididen und Astaciden ist er fast überall gleich breit und gegen die Mitte zu etwas eingeengt (T. I, Fig. 4). Bei den Paguriden sind seine Seiten parallel und zeigen etwas vor der Mitte eine kleine Ausbuchtung, die eine Verbreiterung des Sinus bedingt (T. I, Fig. 7).

Die relative Länge des Pericardiums, in der Medianlinie gemessen, ist sehr verschieden; während sie bei *Maja* ungefähr $1^1/_2$ seiner größten Breite beträgt (T. I, Fig. 1), ist sie bei *Potamobius astacus* fast gleich der Breite (T. I, Fig. 4), bei den Paguriden *(Pagurus calidus)* aber viel größer, nämlich 3mal so groß als die Breite der mittleren Erweiterung, oder 6mal so groß als die Breite an den übrigen Stellen beträgt (T. I, Fig. 7).

Den Angaben Cuénots, der sich auch mit diesen Ausdehnungsverhältnissen beschäftigt hat, kann ich nicht beipflichten. Er gibt ganz allgemein an, daß das Pericardium der Decapoden mindestens zweimal so lang sei als das Herz, während ich es bei *Potamobius astacus* und bei Garneelen fast gleichlang oder nur wenig länger fand (T. I, Fig. 6). Bei *Maja* und *Carcinides* ist es eineinhalbmal länger als das Herz (T. I, Fig. 2). Von *Paguristes maculatus* sagt Cuénot, daß bei dieser schmalleibigen Art die Pericardialtasche fast nicht unterscheidbar und ohne nennenswerte Ausdehnung ist. Es werden aber wohl die Verhältnisse hier nicht viel anders liegen als bei *Pagurus calidus*, *P. striatus* und *Clibanarius misanthropus*, bei welchen der Pericardialraum wohl sehr schmal und lang, aber dennoch wohlausgebildet ist. Bei diesen Arten ist er allerdings gut zweimal länger als das Herz (T. I, Fig. 7).

Dorsal ist der Pericardialraum nicht von einer eigenen Membran begrenzt, wie die meisten Autoren angeben, sondern einzig und allein von der Cutis, dem Unterhautbindegewebe. Diese zeigt in der Begrenzungsfläche des Pericards die gleiche histologische Struktur wie an anderen Körperstellen. Die an die „*tuniques séreuses*“ erinnernde, sehr dünne und durchscheinende, dorsale Membran Milne Edwards' und Audouins, die longitudinal-faserige Haut Straus-Dürkheims, die „vermöge des gefärbten Schleimgewebes dem Rückenschild dicht angefügte“ obere Wand Krohns, das pigmentierte Gewölbe Plateaus und das dorsale Ektoderm mit der eingelagerten Mesodermschichte Allens müssen auf die Cutis, vielleicht auch auf die Hypodermis bezogen werden. Nur Małaczyńska erwähnt: „die Pericardialwände weisen fast ausschließlich denselben Bau wie die äußere Hautbedeckung auf“.

Weder bei der Sektion großer Krebse, noch auf Längs- und Querschnitten unter dem Mikroskope gelingt es, unterhalb der Cutis gegen den Pericardialraum eine eigene Membran aufzufinden; vielmehr sieht man, daß die Cutis allein die Decke des Sinus bildet.

Bei den Brachyuren, Paguriden und Astaciden setzt sich diese Bindegewebshaut seitwärts über die innere, von den chitinösen Scheiden der Fußmuskeln und Vasa branchio-cardiaca gebildete Körperwand herab fort und ebenso in das Innere der Vasa br.-c. Wie aus diesen Verhältnissen hervorgeht, bildet die Cutis daher auch die seitliche Begrenzung des Pericardialsinus.

Ventral vom Herzen, gleich unter diesem, wird der Sinus durch eine Membran, das Pericardialseptum, begrenzt. Dieses schließt den Sinus, mit Ausnahme der Einmündungen der Vasa branchio-cardiaca, nach allen Seiten vollkommen ab, enthält selbst keinerlei Öffnungen und wird von den Arterien durchbrochen. Sein Anheftungsrand erleidet bei den verschiedenen Decapoden-Gattungen mannigfache Modifikationen.

Bei allen untersuchten Arten steigt das Septum vorne, dicht an der vorderen Herzwand, schräg empor, umschließt den Ursprung der Arteriae hepaticae, der A. laterales und der Aorta cephalica und setzt sich dorsal in die Cutis fort. Diese Insertionslinie hat nach dem Kopfe zu concave Form, indem das Septum in der Mitte unmittelbar ober der Ausmündung der Aorta aus dem Herzen angeheftet ist, während es sich an den Seiten je in einen nach vorne gerichteten Zipfel auszieht (T. I, Fig. 1 u. 4).

Nach hinten zu inseriert sich das Septum in der Mediangegend zwischen den Extensoren des Abdomens, und zwar bei *Potamobius astacus*, *Astacus gammarus* und allen untersuchten *Carididen* am Vorderrande des ersten Abdominalsegmentes (T. I, Fig. 4 und 6, *h.*). Bei den *Paguriden* setzt es sich dort in der hinteren Hälfte des ersten Abdominalsegmentes an (T. I, Fig. 7, *h.*; T. II, Fig. 8), bei *Maja* und *Carcinides* aber in der Mitte der hier sehr entwickelten Intersegmentalhaut, unterhalb der hinteren Schalenduplikatur (T. I, Fig. 1, *h.*). Milne Edwards läßt den Pericardialraum bei den Brachyuren am Rande des ersten Abdominalsegmentes, bei den Macruren am Hinterrand des Panzers enden.

Rechts und links geht die Insertionslinie auf das Sarcolemma der Extensoren des Abdomens über, welche von hinten in den Pericardialraum eindringen. Da diese Muskelstränge an der Körperwand liegen, so ist auch hier der Abschluß ein vollkommener. Bei *Carcinides* und besonders bei *Maja* sind die Extensoren rudimentär; deshalb befestigt sich bei diesen Formen der Hinterrand des Septums fast seiner ganzen Breite nach direkt an der hinteren Schalenduplikatur und an lateral anschließenden Chitinleisten.

An den Seiten heftet sich das Septum an der inneren Körperwand an. Im allgemeinen liegen die Verhältnisse so, daß die Pericardialmembran sich am oberen äußeren Rande der chitinösen Fußmuskelscheiden inseriert. Dazwischen aber liegen die Mündungen der Vasa branchio-cardiaca, und hier geht das Septum an deren Innenrand in das diese Vasa auskleidende Bindegewebe über.[1]) Auch an der chitinösen Wand setzt es sich natürlich unmittelbar an das von oben herabkommende, dorsal in die Cutis übergehende, die Wand überkleidende Bindegewebe an.

Die Vasa br.-c. münden also nicht, wie es manche Autoren darstellen, im Pericardialseptum selbst, sondern an seinem lateralen Rande, d. h., sie werden nicht allseitig, sondern nur medial vom Septum umschlossen.

Die verschiedene Ausbildung des Innenskelettes bei verschiedenen Decapoden hat hier einige Modifikationen zur Folge. Bei *Maja* und *Carcinides* liegen die oberen äußeren Ränder der Chitinscheiden bedeutend höher als die oberen Innenränder der Vasa-Einmündungen;

[1]) Die Ausdrücke „äußerer und innerer Rand" sind in bezug auf das ganze Tier gemeint; das den Körperseiten, respektive der Außenseite näher liegende ist „außen", das der Medianebene näher liegende „innen".

daher muß sich das Septum an seinen seitlichen Rändern zu ersteren etwas hinaufkrümmen, während es sich zu letzteren tief herabzieht. Bei den *Paguriden* und *Astaciden* ist der Höhenunterschied der Ränder nicht so groß, daher zeigt der Seitenrand des Septums bei diesen weniger starke Krümmungen. Bei den *Carididen* sind keine Chitinscheiden vorhanden, sondern das Bindegewebe der Beinmuskeln, welches wohl als Sarcolemma anzusehen ist, vertritt ihre Stelle. Zufolge davon setzt sich bei diesen Formen das Septum an dieses Bindegewebe an.

Der mediane Teil des Pericardialseptums liegt immer höher als der äußere obere Rand der Fußmuskelscheiden und das Septum hat infolgedessen einen bogigen, ventralwärts konkaven Querschnitt. Er ist bei den Krabben infolge ihres dorsoventral mehr flachen Cephalothorax am wenigsten, bei den Garneelen aber am stärksten gekrümmt (T. I, Fig. 3, 5; T. II, Fig. 9). Die Biegung nach abwärts geht aber nicht schon von der Mittellinie des Septums aus, sondern beginnt erst etwas seitlich, so daß in der Mitte ein fast horizontaler Teil sich findet. Bei Garneelen ist dieses horizontale Medianstück am schmalsten, bei Krabben am breitesten.

Schon Plateau hat angegeben, daß die Form des Pericardialsinus in der Herzmitte im Querschnitt tunnelförmig ist. Dieser Ausdruck ist gut gewählt, ich möchte nur ergänzen, daß der Boden dieses tunnelförmigen Querschnittes nicht flach, sondern gewölbt erscheint, wie aus obigen Ausführungen hervorgeht.

Bei medianen Längsschnitten zeigt der Sinus mehr oder weniger die Form eines Kahnes, dessen Boden das vorne steiler, hinten sanfter schräg aufsteigende Septum darstellt (T. I, Fig. 2, 6; T. II, 8). Keinesfalls aber trifft der meistens geübte Vergleich mit einem Sacke zu, sondern man könnte eher den Ausdruck „Tasche", wie ihn schon Dogiel und Cuénot gebrauchten, anwenden.

Merkwürdigerweise ist in der einschlägigen Literatur, mit Ausnahme einer Arbeit von Krohn, fast nichts über die Zahl der in das Pericardium mündenden Vasa branchio-cardiaca enthalten.

Bei *Maja squinado* sind deren vier auf jeder Seite vorhanden (wie schon Gerstaecker in Bronns „Tierreich" angibt), von denen die zwei vorderen und die zwei hinteren nach oben zusammenlaufen und nebeneinander in den Pericardialraum münden, und zwar so, daß sie bei ihrem unmittelbaren Eintritt schon vereinigt sind. Wir hätten demnach bei *Maja* auf jeder Seite zwei doppelte Öffnungen dieser Blutkanäle in das Pericardium.

Über diese Mündungen spannen sich frei im Inneren des Sinus Bindegewebsfasern, die sich oben an der Cutis, unten am Septum anheften und sich während ihres Verlaufes vereinigen und wieder teilen.

Bei *Potamobius astacus* sind jederseits sechs Blutkanäle vorhanden, deren Zahl schon Krohn angibt. Von diesen münden je zwei zusammen in den Sinus. Die zwei ersten öffnen sich vorne, ziemlich weit vor dem Vorderende des Herzens. Im Zusammenhang damit sind die beiden vorderen, seitlichen Zipfel des Septums beim Flußkrebs besonders lang, um diese Mündungen noch in sich aufnehmen zu können.

Bei den Garneelen und Paguriden konnte ich vier Vasa branchio-cardiaca auf jeder Seite verfolgen.

Bei *Maja squinado* findet man außer den gewöhnlichen Insertionsstellen des Pericardialseptums auf der Dorsalseite auch an der Hautduplikatur vorspringende Chitinleisten, an welche sich dasselbe inseriert. Solche Leisten befinden sich hinter dem Herzen auf jeder Seite zwei, die gegen die Mitte nach vorne gerichtet sind (T. 1, Fig. 1, *Ch.*).

Bei allen untersuchten Arten sehen wir nicht nur vom Septum feine, bindegewebige Stränge dorsalwärts zum Herzen ziehen, sondern auch auf der Ventralseite findet man besonders in der Medianlinie Bindegewebsfasern, die sich an die Bindegewebshüllen der darunter liegenden Organe anheften. Sie sind sehr fein und reißen außerordentlich leicht. Bei *Maja squinado* sind sie noch am reichsten und stärksten entwickelt (Fig. 2, *b.*).

Die Muskulatur des Pericardialseptums.

Brocchi erwähnt 1875 zum ersten Male, daß in der ventralen Membran des Pericardiums eine „beträchtliche Menge quergestreifter Muskelfasern“ vorkommt. Schon früher scheint Straus-Dürkheim diese Muskeln wohl gesehen, aber nicht als solche erkannt zu haben, wenn er schreibt: „Das Septum .... ist viel dichter und glatter und hat sehr feine, transversale Fasern.“ Später wurden die Angaben Brocchis von Dogiel, Plateau und neuerdings von Małaczyńska bestätigt, von Dezsö und in Bronns „Tierreich“ aber bestritten.

Nirgends aber findet man genaue Angaben über Verlauf und Lage der Muskeln, oder brauchbare Abbildungen. Dies ist um so

merkwürdiger, als die Muskeln bei großen Decapoden schon mit freiem Auge nach Herauspräparation des Septums bei durchfallendem Lichte leicht zu sehen sind.

Präpariert man vorsichtig bei *Potamobius astacus* das Septum frei heraus, breitet es in einer geeigneten Glasschale unter Formol oder Alkohol aus und betrachtet es in durchfallendem Lichte, so findet man folgende Verhältnisse: von beiden lateralen Insertionsrändern des Septums gehen zarte, flache Muskeln, dicht aneinanderliegend, gegen die Mitte zu aus. In dieser Muskelfläche zeichnen sich einige Muskelbündel aus. Sie sind am Septumsrande am breitesten und stoßen hier aneinander. Gegen die Mitte zu trennen sie sich und die einzelnen Muskelfasern werden vor ihrem Ende am stärksten (T. I, Fig. 4. *I—VIII*). Die Länge dieser Muskelbündel beträgt ungefähr zwei Drittel der halben Septumsbreite, so daß das mittlere Drittel der ganzen Membran frei von Muskeln ist. Nur hinten, beim Austritt der Aorta posterior und Arteria descendens, reichen die Muskelbündel bis nahe an die Mitte heran. Wir zählen jederseits acht solche Bündel, vier parallele, welche die vordere Hälfte einnehmen, eines knapp hinter der Mitte, welches schräg nach vorne geht und drei parallele in der hinteren Hälfte, welche so lang wie die vordersten sind, während sie gegen die Mitte kürzer werden.

Bei *Pagurus calidus* treten die Bündel nicht so scharf hervor, sondern die Septumsseiten sind ihrer Länge nach mehr gleichmäßig muskulös. Dennoch kann man ganz vorne beim Austritt der Aorta, dann beim Austritt der Arteriae hepaticae und in der Region zwischen diesen etwas längere, hervortretende Muskelgruppen erkennen. Ebensolche nimmt man auch beim Austritt der hinteren Aorta wahr. Das mittlere, schräg nach vorne gerichtete Bündel ist gleichfalls deutlich unterscheidbar (T. I, Fig. 7).

Bei *Clibanarius misanthropus* sind die Verhältnisse, wie Längs- und Querschnitte zeigen, ähnlich.

Bei *Pagurus calidus* treten an einer Stelle, ungefähr in der Mitte der Septumslänge nahe dem Seitenrande, ventralwärts mehrere (3) Muskelbündel aus dem Septum heraus und ziehen frei gespannt zur Chitinhülle des vierten Fußmuskels, wo sie sich inserieren (Fig. 7, *M*.).

Viel differenzierter liegen die Verhältnisse bei *Maja squinado*. Auch hier sind beide Septumsseiten ihrer ganzen Länge nach mit feinen Muskelfasern ausgestattet. Bis zur ersten Einmündung der

Vasa branchio-cardiaca sind dieselben verhältnismäßig sehr stark entwickelt, ohne aber sicher unterscheidbare Bündel wie beim Flußkrebs zu bilden. Hinten findet man wieder eine starke Muskulatur (T. I, Fig. 1, *m.*), die von ihrer Insertionslinie an den schon früher erwähnten hinteren Chitinleisten longitudinal nach vorne zieht. In der Gegend des Austrittes der hinteren Aorta erheben sich ventral wie bei *Pagurus* jederseits Muskelstränge frei aus dem Septum heraus und inserieren an der inneren Körperwand (Fig. 1, *M.*). Ich zählte vier solche gut unterscheidbare Stränge. Ein fünfter kommt von hinten schräg nach vorne zu diesen vieren dazu. Er nimmt seinen Ausgang so wie ein zweiter, sehr kleiner Muskel, an der vorderen seitlichen Chitinleiste.

Bei *Leander, Athanas* und *Virbius* ist das Pericardialseptum viel zu zart und klein, um ein Flächenpräparat davon herzustellen. Auf Längs- und Querschnitten aber kommt die Muskulatur desselben außerordentlich deutlich zum Ausdruck (T. II, Fig. 9, *m.*).

Sie nimmt auch hier die Seiten des Pericardialseptums der ganzen Länge nach ein, und läßt die Mitte und, im Gegensatze zu den bisherigen Formen, auch den Rand frei, so daß bei diesen Tieren das Septum lateral nicht durch seine Muskelfasern, sondern nur durch Bindegewebe angeheftet wird (Fig. 9, *S.*). Es war nicht möglich, auf den Schnittserien mit Sicherheit festzustellen, ob auch bei den Garneelen diese Muskelfasern sich zu größeren Bündeln vereinigen; es scheint jedoch, als ob das nicht der Fall wäre.

Bei allen untersuchten Arten kann man aber sehen, daß in der Umgebung der Aorten- und Arterien-Durchbrüche die Muskulatur am stärksten ist und am weitesten gegen die Mitte reicht. Ebenso ist im allgemeinen die Muskulatur in der hinteren Hälfte des Septums stärker entwickelt als vorne.

Nach Dogiel sind die Verhältnisse der Septumsmuskulatur bei der Languste ähnliche, wie ich sie beim Flußkrebs fand.

Histologie des Pericardialseptums.

Die histologischen Verhältnisse habe ich hauptsächlich bei *Potamobius astacus* untersucht und die Ergebnisse bei *Maja squinado*, bei *Leander* und *Pagurus* nachgeprüft und als im wesentlichen gleich erkannt.

Auf Längs- und Querschnitten, die durch das Septum gemacht und mit Hämatoxylin-Eisen, Alaun-Hämatoxylin oder

Säurefuchsin-Pikrinsäure gefärbt wurden, erkennt man, daß diese Membran aus einem eigentümlichen Bindegewebe besteht, das als ein vesiculöses, chondroides bezeichnet werden kann (T. II, Fig. 10). Die stark vakuolisierten Zellen desselben sind ziemlich groß. Sie haben Zwischensubstanzwände, die in der Richtung des Septums streichen. Die Form der Zellen ist fast durchwegs eine in der Längsrichtung des Septums langgestreckte und durch den gegenseitigen Druck in ihren Konturen beeinflußte. Im Inneren dieser Zellen bemerkt man ein Gerüst derberer und feinerer, meist quer verlaufender Fasern, welche von den Zwischensubstanzwänden ihren Ursprung nehmen. An den Verzweigungen dieses Fasergerüstes treten oft Verdickungen auf. An den Fasern bemerkt man kleine, runde Körnchen, welche durch ihre schwarze Tingierung auffallen. Zwischen diesem Fasergerüst ist das körnige Sark sehr spärlich vertreten; es tritt meist wandständig und um den Kern gehäuft auf. Zuweilen durchziehen feine, körnige Sarkfäden das Zellinnere (T. II, Fig. 11 u. 12, *F.*). Zwischen diesen Fäden und den faserig differenzierten Teilen des Gerüstes lassen sich Übergänge auffinden, durch welche die Unterscheidung derselben im einzelnen Falle erschwert wird.

Die Kerne liegen wandständig oder zwischen dem Fasergerüste, sind auf Schnittserien von mit salpetersaurem Alkohol konservierten Tieren von ellipsoider oder runder Gestalt, verhältnismäßig groß und zeigen ein stark tingiertes Chromatinnetz (T. II, Fig. 11). Auf einer Schnittserie, die von einem in Formol-Alkohol konservierten Objekte herrührte, zeigten viele Kerne eine, in der Richtung des Septums langgestreckte Form (T. II, Fig. 12, *l. k.*).

Die Zwischensubstanz durchzieht in derben, starken Wänden das Septum in seiner Querrichtung, erscheint schwach faserig (streifig) differenziert und entsendet in die Zellen jenes früher beschriebene Fasergerüst. Sie verleiht der Membran das faserige, sehnige Aussehen, das schon Dogiel und Małaczyńska beschrieben haben.

Nach diesem hier erörterten Aussehen des Septumbindegewebes kann man dasselbe als ein Leydigsches Gewebe mit Zellen 2. Ordnung bezeichnen.

Auf beiden Flächen des Septums kann man an den Querschnitten eine ziemlich dicke, cuticulare Lage erkennen (Małaczyńska nennt sie eine homogene Membran). Diese cuticulare Lage ist auf der Dorsalseite, also gegen den Pericardialraum zu, durch-

wegs dicker und färbt sich tiefer, als auf der Ventralseite. (Fig. 10, 11, 12. *d.*, *v.*). Auf keinen Fall kommt ein flaches Epithel vor, wie es Dogiel gesehen haben will. Unterhalb dieser cuticularen Lage bemerkt man, daß von dieser und von den darunterliegenden Zwischensubstanzwänden starke Verdickungen und Leisten in das Zellinnere ragen, die sich meist in die Zellgerüstfäden fortsetzen. Solche Verdickungen treffen wir auch im Inneren des Septums, jedoch nicht in solcher Menge (T. II, Fig. 12, *V.*).

Sehr oft nimmt man zwei, drei bis sechs Zellkerne wahr, die, dicht nebeneinander liegend, nicht durch Zwischensubstanzwände getrennt sind. Diese vereinigten Zellumina fallen dann durch ihre Länge und Größe auf. Auch in diesen Räumen findet sich zwischen den Kernen ein quer verlaufendes Fasernetz.

In der früher beschriebenen Anordnung sind in diesem vesiculösen Bindegewebe die Muskeln in einer Lage eingebettet (T. II, Fig. 10, 13, *m.*). Diese Muskellage liegt in der Mitte, von beiden Membranseiten gleichweit entfernt. Die Muskelfasern sind quergestreift, ihre Kerne, im Gegensatze zu jenen des Bindegewebes, kleiner und von länglicher oder langgestreckter Form (Fig. 13).

Das Sarkolemma dieser Muskelfasern setzt sich direkt dort, wo die Muskeln gegen die Mitte des Septums endigen, in die Zwischensubstanz des Bindegewebes fort.

Nach Dogiel gelangen die feinen Nerven, die die Muskeln versorgen, von hinten in das Septum und verästeln sich in demselben.

Faserig-differenziertes Bindegewebe an den Insertionsstellen des Septums konnte ich nirgends auffinden, obgleich hier die Vermutung, solches anzutreffen, nahelag. Überall geht das Bindegewebe des Septums ohne scharfe Grenze in die innere Körperwand über.

Schließlich sei noch bemerkt, daß in den Ligamenten des Herzens, die ich auch zu untersuchen Gelegenheit hatte, nicht, wie Audouin, Milne Edwards und Brocchi behaupten, Muskeln vorkommen, sondern daß dieselben, wie schon Dogiel, Plateau und Małaczyńska nachwiesen, aus Bindegewebe allein bestehen.

Physiologische Funktion des Pericardialseptums.

Da bisher das Vorkommen von Muskulatur im Pericardialseptum für unsicher galt, wurden auch keine ernsten Versuche unternommen, diesem Septum eine aktive Funktion im Blutkreislauf zu-

zuschreiben. Es wurde meist nur als indifferente Abgrenzung des Pericardialraumes gegen die Leibeshöhe betrachtet.

Wohl gebraucht Straus-Dürkheim den Ausdruck *„oreillette"* für das Pericardium, der — wie Milne Edwards ganz richtig bemerkt — nur einem pulsierenden Organe zukommt, ohne aber das Geringste über eine aktive Funktion zu sagen, so daß man glauben muß, er habe den Ausdruck falsch angewendet. Brocchi meint wohl, man könne dem Septum Kontraktilität zuschreiben und ihm eine Rolle bei der Zirkulation zuweisen, indem es zum Beispiel das Blut auf seinem Wege von den Kiemen zum Herzen befördern hilft. Er führt aber nicht näher aus, auf welche Weise dies erfolgt. Plateau, der die Septumsmuskulatur gefunden hat, legt ihr keine Bedeutung bei; er meint, das Septum habe vielleicht die einzige Funktion, die Herzligamente mäßig gespannt zu erhalten.

Nur Dogiel hat Versuche angestellt und gefunden, daß bei Reizung der Nerven der Septumsmuskeln oder dieser selbst, ein Stillstand des Herzens in der Diastole hervorgerufen werden kann. Alle übrigen Autoren schweigen über diesen Punkt oder halten das Septum für funktionslos. Besonders muß man sich wundern, daß Polimanti, der die Herzphysiologie bei *Maja verrucosa* so eingehend untersucht hat, nichts über diesen Gegenstand vermerkt.

Da die Muskulatur des Pericardialseptums aber eine verhältnismäßig starke und ihre Anordnung auch analog jener der Flügelmuskeln der Insekten ist, von welchen ja eine Kontraktion durch Graber festgestellt wurde, so liegt der Gedanke einer aktiven physiologischen Funktion sehr nahe. Diese ist auch tatsächlich, wie ich durch Versuche nachweisen konnte, vorhanden.

Wenn man einer *Maja squinado* unter Meerwasser oder physiologischer Kochsalzlösung den Rückenpanzer über dem Herzen öffnet und Herz und Pericardialraum freilegt, so sieht man, wie bei jeder Diastole des Herzens das darunterliegende, auf den Seiten und hinten gut sichtbare Pericardialseptum sich kontrahiert. Genauer ist der Vorgang so, daß unmittelbar nach der Systole die Kontraktion des Septums erfolgt, während das Herz sich auszudehnen beginnt.

In der Folge versuchte ich auch elektrische Reizungen der Septumsmuskulatur, doch gelangen mir dieselben auf keine Weise. Auch konnte ich nicht wie Dogiel feststellen, daß bei einer solchen Reizung ein Stillstand des Herzens in der Diastole erfolgt, welcher

Vorgang, wenn er auf Wahrheit beruht, überhaupt sehr unverständlich wäre.

Die Kontraktionen der Septumsmuskeln setzten während der Versuche, beim Absterben des Tieres schon viel früher aus, als die Herzpulsationen.

Der Vorgang ist nun folgendermaßen zu erklären. Das Pericardialseptum hat bei allen Krebsen, wie schon früher ausgeführt wurde, im Querschnitt eine bogenförmige, ventral konkave Form. Wenn sich nun die an den Seiten befindlichen, vom Rande gegen die Mitte ziehenden Muskeln kontrahieren, so flacht sich der Bogen ab, der mittlere Teil des Septums wird herabgedrückt. Die Folge davon ist eine Vergrößerung des Pericardialraumes von oben nach unten. Das Blut wird daher aus den Vasa branchio-cardiaca, beziehungsweise den Kiemen in den Sinus hineingesogen, um den erweiterten Raum zu füllen. Es ergießt sich hauptsächlich in den hinteren Teil, der nicht vom Herzen beansprucht wird, dann aber auch auf die Seiten und auf die Dorsalfläche des Herzens. In diesem Momente beginnt die Diastole und das im Sinus befindliche Blut wird durch das Herz aufgenommen.

Bei den Insekten nimmt Graber an, daß das Pericardialseptum bei seiner Kontraktion auf die darunter befindlichen Organe drückt, so aus ihnen das Blut herauspreßt und durch seine Öffnungen aufnimmt. Einen solchen Druck möchte ich bei den Crustaceen nicht annehmen, sondern der Septumskontraktion bloß eine ansaugende Wirkung zuschreiben. Denn, um das Blut aus der Körperhöhle in die Kiemen, respektive durch die Kiemen in die Vasa branchio-cardiaca zu pressen, dazu erscheint mir die Muskulatur des Septums doch zu schwach.

Bei den Garneelen geht der Bogen des Septums beiderseits sehr tief herab, und der Rand ist wie die Mitte muskelfrei. Die Muskeln sind etwas mehr gegen die Mitte, beziehungsweise hinauf verlegt. Ich glaube, diese Einrichtung verfolgt den Zweck, eine zu starke Abflachung und damit ein Reißen des Septums, oder einen zu starken Druck auf die darunter befindlichen Organe zu verhindern. Denn so können die Muskeln nur den mittelsten Teil des Septums herabziehen, während dieselben, wenn sie am Rande angebracht wären, seine ganze Breite abflachen würden.

Wie aus diesen Ausführungen erhellt, kann man das Pericardialseptum ganz gut als ein Diaphragma im Sinne einer muskulösen Membran auffassen. Bezeichnungen wie *„oreillette“* für

das Septum und „Vorhof", „Nebenherz", „Herzbeutel" für den Pericardialsinus, wie sie andere Autoren gebraucht haben, möchte ich gänzlich vermeiden, sie erinnern zu sehr an die Organisationsverhältnisse zunächst der Wirbeltiere, mit der das Pericardium der Crustaceen ja nichts gemein hat.

Fassen wir alles im Vorliegenden Gesagte kurz zusammen, so erhalten wir folgende allgemeine Ergebnisse dieser Arbeit:

1. Der Pericardialsinus aller untersuchten Crustaceen ist, bis auf die Einmündungen der Vasa branchio-cardiaca, eine allseits geschlossene Tasche.
2. Diese Tasche ist im Längsschnitt kahnförmig, im Querschnitt tunnelförmig.
3. Der Pericardialraum hat keine eigene dorsale Begrenzung, sondern diese wird von der Cutis der Körperhaut gebildet.
4. Das Pericardialseptum enthält Muskelfasern, die nur die Mitte der Membran freilassen.
5. Das Pericardialseptum besteht aus vesiculösem, chondroidem Bindegewebe, in dem die quergestreiften Muskeln eingelagert sind.
6. Die Ligamente des Herzens bestehen aus Bindegewebe und enthalten keine Muskelelemente.
7. Die Muskeln des Septums zeigen rhythmische Kontraktion.
8. Diese Kontraktion bewirkt eine Abflachung des Septums, und der dadurch vergrößerte Pericardialraum wirkt ansaugend auf das Blut.

Literaturverzeichnis.

Allen E. J., Nephridia and Body-cavity of some Decapod Crustacea. Quart. Journ. of Microsc. Scienc., XXXIV. Bd., 1893.

Audouin V. et Milne E. H., Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans les Crustacés. Ann. d. Scienc. natur., Tome 11, 1827.

Bergh R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anatom. Hefte, XIX. Bd., 1902.

Bouvier M. E.-L., Sur la cercle circolatoire de la carapace chez les crustacés décapodes. C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 110, Nr. 23.

— Recherches anatomiques sur le système artériel des Crustacés décapodes. Ann. Sc. nat., Sér. 7, Vol. 11, 1891.

Brocchi, Recherches sur les organes génitaux mâles des Crustacés décapodes. Ann. Sc. nat. zool., Sér. VI, T. II, 1875.

Bronn, „Tierreich". Bd. V (Crustacea). Leipzig 1901.

Claus C., Zur Kenntnis der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arb. a. Zool. Inst., Wien 1884.

Coutière H., Les „Alpheidae", morphologie et anatomie. Ann. Sc. nat. zool., Vol. 9, 1899.

Cuénot L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (II. Teil). Arch. d. zool. expér. et général. Sér. 2, Vol. IX, 1891.

Dezsö Béla, Über das Herz des Flußkrebses und Hummers. Zool. Anz., 1876, I. Jahrg., Nr. 6.

— Über den Zusammenhang des Kreislaufes und der respiratorischen Organe bei Arthropoden. Zool. Anz., Bd. I, 1878.

Dogiel J., Anatomie comparée. — Anatomie du coeur des Crustacés. C. R. d. l'Acad. d. Sc. de Paris. Tome LXXXII, I, 1876.

— Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Herzens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, Jahrg. 1894.

Gądzikiewicz W., Über den feineren Bau des Herzens bei Malakostraken. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 39, Jahrg. 1905.

Graber V., Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 9, 1873.

Huxley, „Der Krebs". Leipzig 1881.

Issel R., Ricerche intorno alla biologia ed alla morfologia dei crostacei decapodi — Parte I. Studii su i Paguridi. Archivio zool., Vol. IV, Napoli 1910, VI. Deutsches Referat: Zool. Jahresber. f. 1910 d. zool. Station in Neapel.

Krohn A., Über das Gefäßsystem des Flußkrebses. „Isis“, 1834.

Lund P. W. u. Schultz A. W. F., Über das System des Kreislaufes bei den Crustaceen (Fortsetzung). „Isis“. 1830.

Małaczyńska S., Beitrag zur Kenntnis des Bindegewebes bei den Crustaceen, 1. Teil. Anz. d. Akad. d. Wissensch. Krakau. Math.-nat. Klasse. Jahrg. 1912. Nr. 7.

Milne E. H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Bd. 3, 1858, Paris.

Oberle E., Das Blutgefäßsystem von Dytiscus marginalis L., Marburg 1912.

Plateau F., Recherches physiologiques sur les coeur des crustacés décapodes. Arch. d. Biol., Tome I, 1880.

Polimanti O., Contributi alla fisiologia di Maja verrucosa, II. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. XXXIII.

— Beiträge zur Physiologie von Maja verrucosa. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Jahrg. 1913.

Raab F., Beitrag zur Anatomie und Histologie der Euphausiiden. Arbeiten aus den Zoolog. Instituten zu Wien. Tom. XX. Heft 2.

Stecka S., Przyczynek do anatomii raka rzecznego (Astacus fluviatilis). „Kosmos“, R. XXVIII.

Straus-Dürkheim H., Considérations générales sur l'anatomie comparé des animaux articulés. Paris 1828.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

Ao. c. = Aorta cephalica, *Ao. p.* = Aorta posterior, *Ar. h.* = Arteria hepatica, *Ar. l.* = Arteria lateralis, *m.* = Muskulatur des Pericardialseptums, *H.* = Herz, *P.* = Panzer, *D.* = Hautduplikatur des Panzers, *F. M.* = Fußmuskulatur. *S.* = Pericardialseptum, *Ex.* = Extensoren des Abdomens, *1. Ab. S.* = Erstes Abdominalsegment.

Tafel I.

Fig. 1. Totalansicht des Pericardialseptums von der Ventralseite bei *Maja squinado*. Bei *m* ist die Muskulatur des Septums besonders stark ausgebildet, *M.* sind die frei aus dem Septum heraustretenden Muskelstränge, die an der inneren Körperwand inserieren. *h.* = Hinterrand des Septums auf der Hautduplikatur. *Ch.* = Chitinspangen der Körperwand, durch das Septum durchscheinend. 1—5 die fünf Fußmuskeln im Querschnitt. — Natürliche Größe.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Medianebene des Pericardialraumes von *Maja squinado*. Zeigt die kahnförmige Gestalt des Pericardialraumes. *b.* = Bindegewebsfasern an der Ventralseite des Pericardialseptums. — Natürliche Größe.

Fig. 3. Querschnitt durch die Mitte des Pericardialsinus von *Maja squinado*. Zeigt die tunnelförmige Gestalt des Pericardialsinus. *L.* = Ligamente des Herzens, *b.* = Bindegewebsfasern an der Ventralseite des Septums. — Natürliche Größe.

Fig. 4. Totalansicht des Pericardialseptums von der Ventralseite bei *Potamobius astacus*. *I.—VIII.* = die acht Muskelbündel des Pericardialseptums. — 2 × vergr.

Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte der Pericardialhöhle bei *Potamobius astacus*. Zeigt die tunnelförmige Gestalt des Pericardiums und die bogenförmige Gestalt des Septums. *L.* = Ligamente des Herzens, *i. K.* = innere Körperwand. — 2 × vergr.

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch den Cephalothorax von *Potamobius astacus*. Zeigt die kahnförmige Gestalt des Pericardialsinus. *Le.* = Leber, *Ov.* = Ovarium, *Da.* = Darm. — 2 × vergr.

Fig. 7. Tosalansicht des Pericardialseptums von der Ventralseite bei *Pagurus calidus*. *h.* = Hinterrand des Septums, *M.* = die frei aus dem Septum heraustretenden Muskelstränge, die an der inneren Körperwand inserieren. — 4 × vergr.

Tafel II.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch den Pericardialsinus von *Clibanarius misanthropus (Risso)*. Aus mehreren Schnitten kombiniert. *c.* = Cutis der Körperwand, *Da.* = Darm. — 40 × vergr.

Fig. 9. Querschnitt durch den Cephalothorax von *Leander (Palaemon) spec.*, in der mittleren Gegend des Herzens. Aus mehreren Schnitten kombiniert. *Hyp.* = Hypodermis. Das Bild zeigt das bogenförmige Septum und seine Muskelzone. — 40 × vergr.

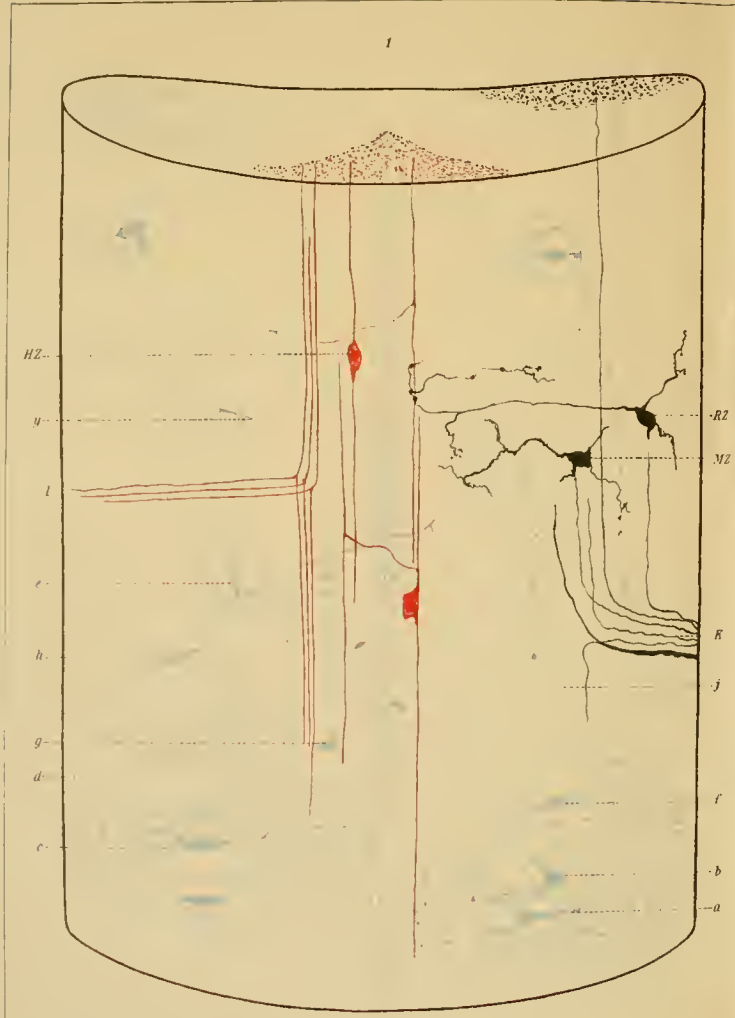
Fig. 10. Ein Teil des Pericardialseptums von *Potamobius astacus* (Längsschnitt). Zeigt die im Bindegewebe eingebetteten Muskelbündel im Querschnitt. *Sar.* = Sarkolemmafasern, *k.* = Kerne des Bindegewebes, *d.* = dorsale, *v.* = ventrale Begrenzung (cuticulare Ausbildung). — 1000 × vergr.

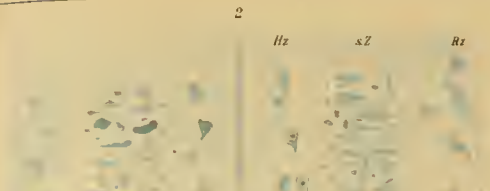
Fig. 11. Querschnitt durch den medianen Teil des Pericardialseptums von *Potamobius astacus*. (In salpetersaurem Alkohol fixiert.) Zeigt die mehrkernigen verschmolzenen Zellen und das Fasergerüst. *P.* = undifferenzierte Plasmafäden, *d.* = dorsale-, *v.* = ventrale Begrenzung. — 1000 × vergr.

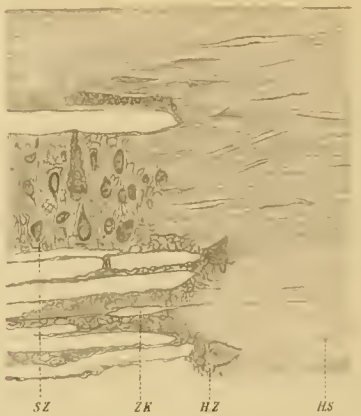
Fig. 12. Längsschnitt durch den medianen Teil des Pericardialseptums in der Gegend des vorderen Herzendes von *Potamobius astacus*. (In Formolalkohol fixiert.) Zeigt die starken Verdickungen (*V.*) der dorsalen cuticularen Schichte *(d)*. *v.* = ventrale Begrenzung, *l. k.* = langgestreckte Kerne des Bindegewebes. — 1000 × vergr.

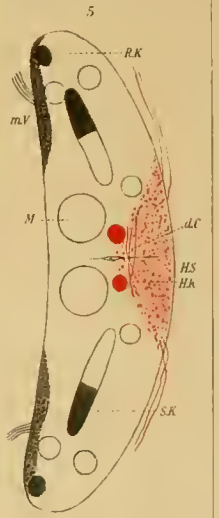
Fig. 13. Teil des Pericardialseptums von *Potamobius astacus* (Querschnitt). Es wurde jener Teil gewählt, in welchem man das Ende der Muskelfasern gegen die Mitte zu sieht. Die Muskelfasern sind längs getroffen. — 150 × vergr.

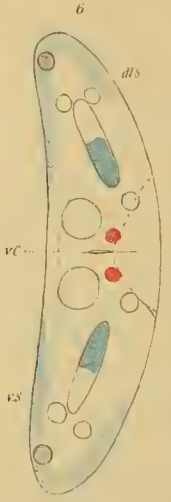
Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.



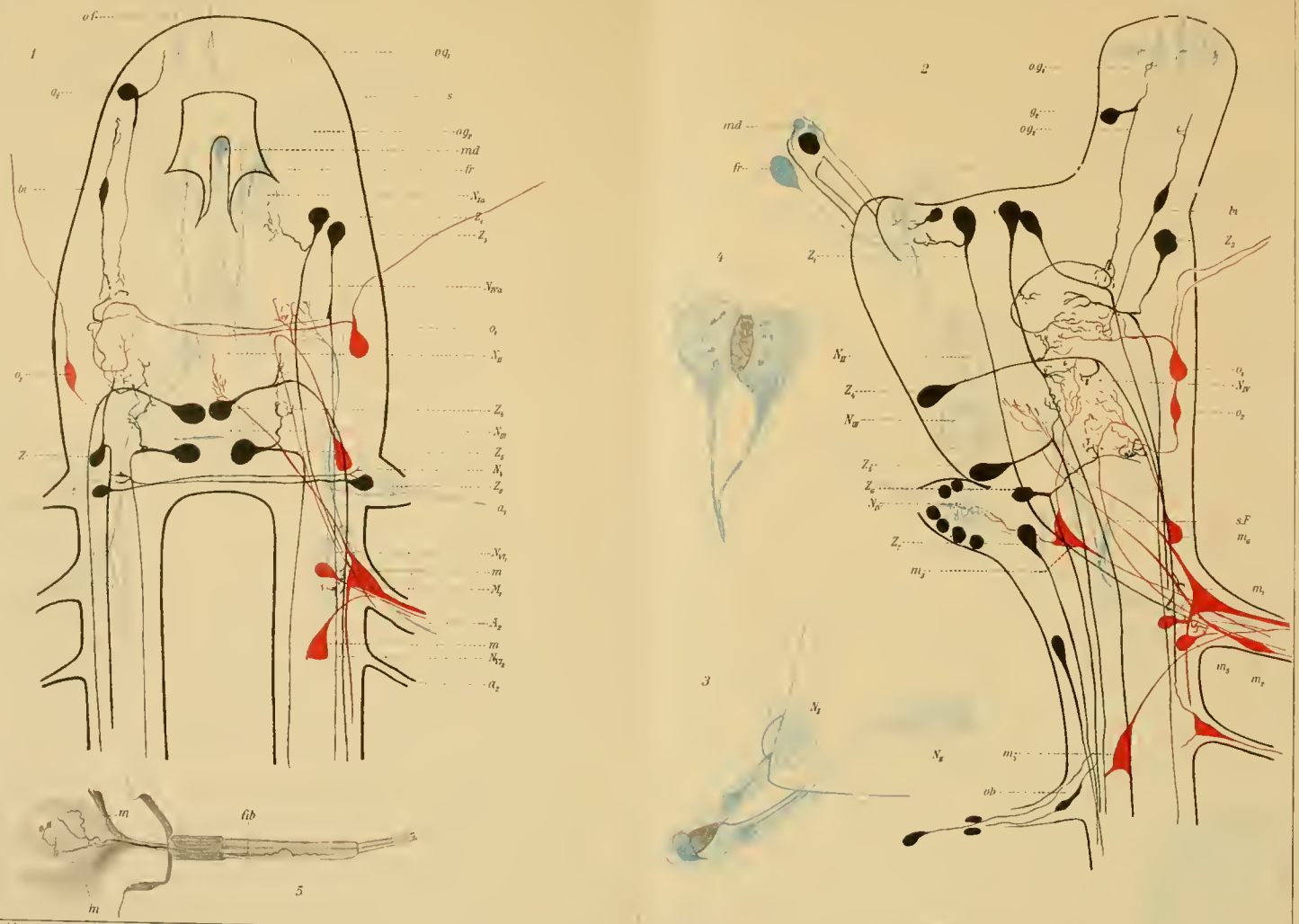








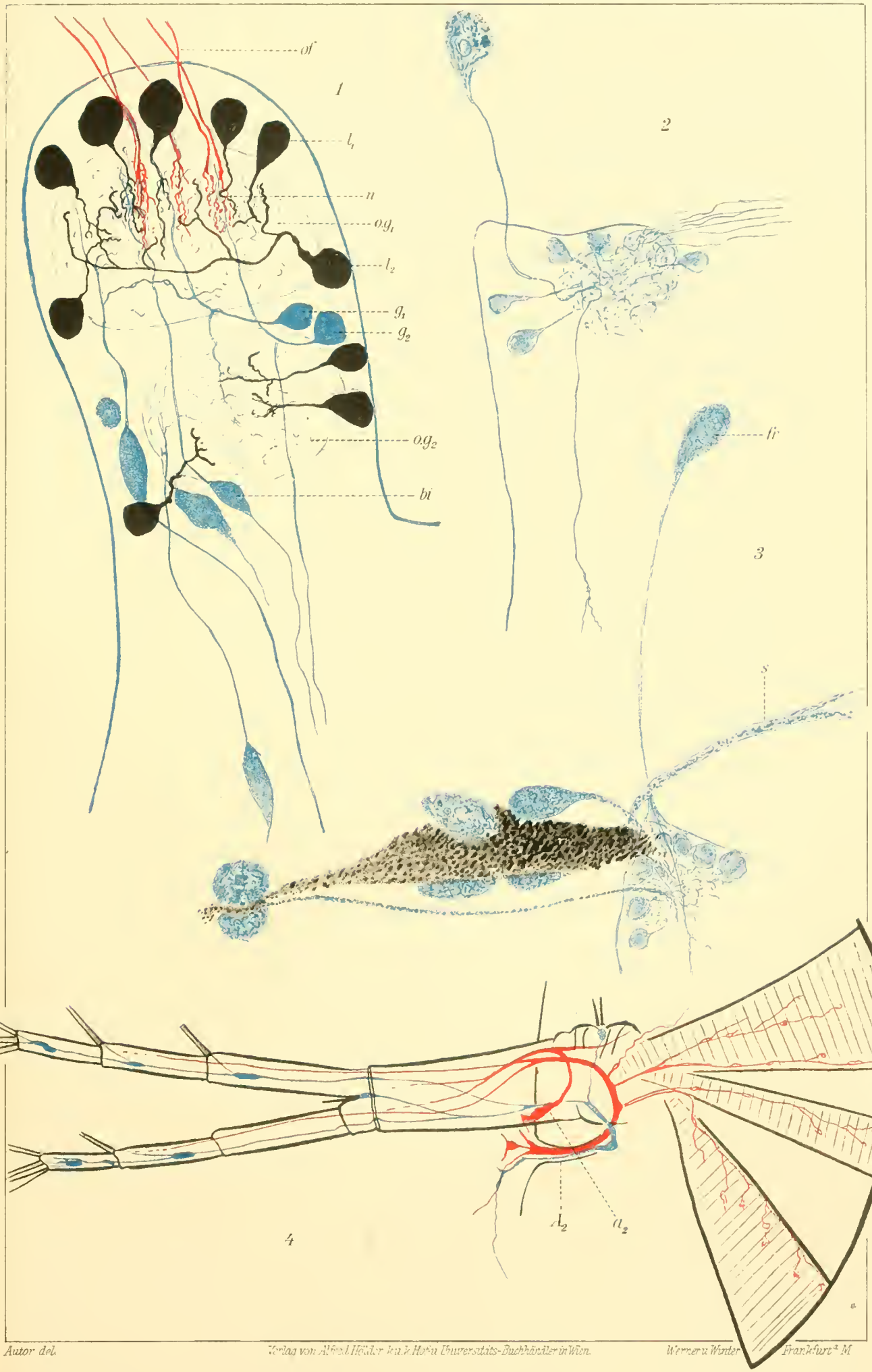
Verlag von Alfred Hölder, k.k. Hof- u. Universitäts Buchhändler in Wien.



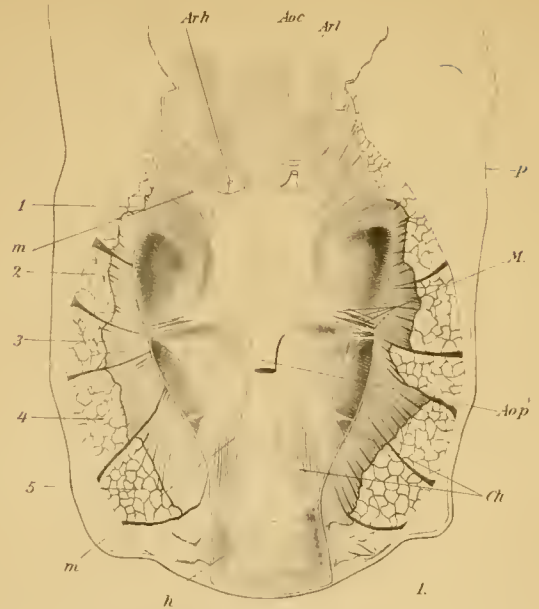
Autor del.

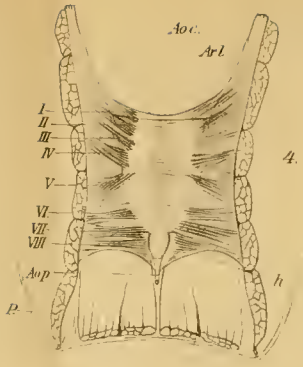
Verlag von Alfred Hölder, k.u.k. Hof- u. Univ.-Buchhändler in Wien

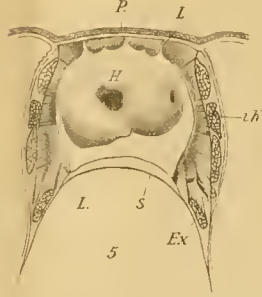
Werner u. Winter Frankfurt a. M.

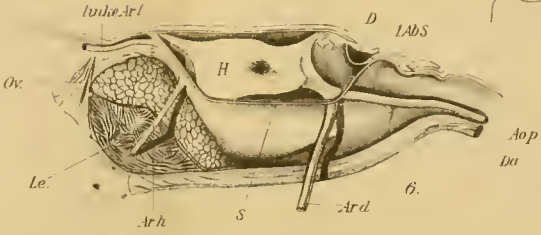


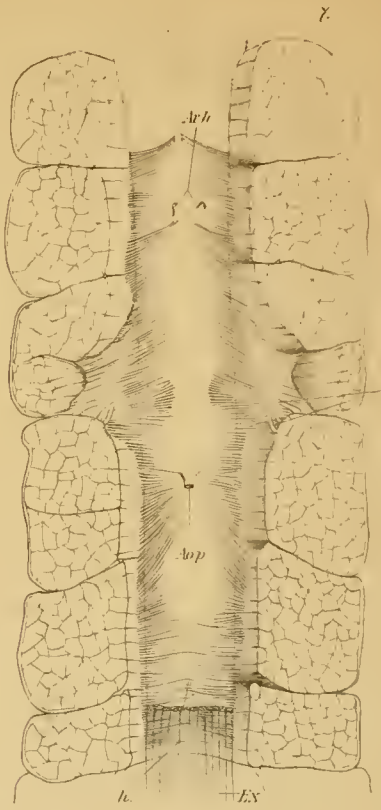
Autor del. Verlag von Alfred Hölder k.u.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien. Werner u. Winter Frankfurt a. M.





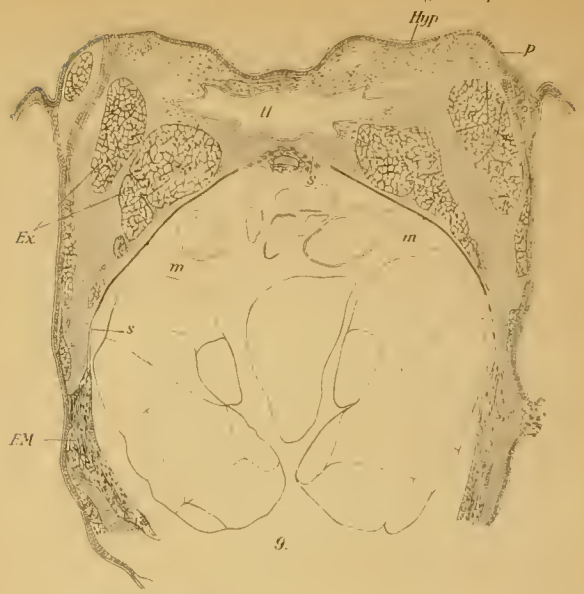






Verlag von Alfred Hölder k. u. k. Hof u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. u. Druck v. Alb. Berger Wien VII, 2.



Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien

Lith. u. Druck v. Alb. Berger Wien VIII/2

ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

Dr. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

Dr. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

TOM. XX, HEFT 1.

MIT 8 TAFELN UND 1 TABELLE.

WIEN.

ALFRED HÖLDER,
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1913.

Verlag von **Alfred Hölder**, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler,
Buchhändler der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in **Wien.**

Abhandlungen

der

k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien.

I. Band.

1. Heft: **Die Phoriden.** Von Theodor Becker. Mit 5 Lichtdrucktafeln. Preis: K 9.— = M. 7.60.
2. Heft: **Monographie der Gattung *Alectorolophus*.** Von Dr. Jakob v. Sterneck. Mit 3 Karten und einem Stammbaume. Preis: K 6.40 = M. 5.60.
3. Heft: **Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Campanula*.** Von J. Witasek. Mit 3 Karten. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
4. Heft: **Die Hymenopterengruppe der Sphecinen.** II. Monographie der neotropischen Gattung *Podium* Fabr. Von Franz Friedr. Kohl. Mit 7 Tafeln. Preis: K 10.— = M. 8.40.

II. Band.

1. Heft: **Revision der paläarktischen Sciomyziden.** (Dipteren-Subfamilie.) Von Friedrich Hendel. Mit 1 Tafel. Preis: K 8.— = M. 7.—.
2. Heft: **Die österreichischen *Galeopsis*-Arten der Untergattung *Tetrahit* Reichb.** Versuch eines natürlichen Systems auf neuer Grundlage von Dr. Otto Porsch. Mit 3 Tafeln. Preis: K 11. — = M. 9.40.
3. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** I. Die Vegetationsverhältnisse von Schladming in Obersteiermark. Von Richard Eberwein und Dr. August v. Hayek. Mit 1 Karte in Farbendruck. Preis: K 4.— = M. 3.40.
4. Heft: **Studien über die Formen der Gattung *Galanthus*.** Von Paul v. Gottlieb-Tannenhain. Mit 2 Tafeln und 1 Karte. Preis: K 8.— = M. 6.80.

III. Band.

1. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** II. Vegetationsverhältnisse des Ötscher- und Dürrensteingebietes in Niederösterreich. Von Johann Nevole. Mit 7 Abbildungen und 1 Karte in Farbendruck. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
2. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** III. Die Vegetationsverhältnisse von Aussee in Obersteiermark. Von L. Favarger und Dr. Karl Rechinger. Mit 1 Karte in Farbendruck und 3 Abbildungen im Texte. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
3. Heft: **Über die marine Vegetation des Triester Golfes.** Von Karl Techet. Mit 1 Tafel und 5 Abbildungen im Texte. Preis: K 3.— = M. 2.60.
4. Heft: **Monographie der Issiden** (Homoptera). Von Dr. L. Melichar (Wien). Mit 75 Abbildungen im Texte. Preis: K 20.— = M. 17.20.

Verlag von **Alfred Hölder**, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler,
Buchhändler der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in **Wien**.

Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.

Begründet von

Dr. C. Claus,

fortgeführt von

Dr. Karl Grobben,
o. ö. Professor und Vorstand des I. Zoologischen Institutes an der Universität Wien

und

Dr. Berthold Hatschek,
o. ö. Professor und Vorstand des II. Zoologischen Institutes an der Universität Wien.

XI. Band,	2. Heft	mit 11 Tafeln und 2 Textfiguren . . .	Preis 30 K 80 h	= 26 M. 50 Pf.
XI. „	3. „	„ 1 Porträt, 8 Tafeln und 9 Textfiguren	„ 26 „ 80 „	= 23 „ 20 „
XII. „	1. „	„ 8 Tafeln und 10 Textfiguren . . .	„ 25 „ 60 „	= 22 „ 20 „
XII. „	2. „	„ 8 „ „ 2 „ . . .	„ 27 „ 60 „	= 24 „ — „
XII. „	3. „	„ 7 „	„ 21 „ 40 „	= 18 „ 40 „
XIII. „	1. „	„ 2 „	„ 9 „ — „	= 8 „ — „
XIII. „	2. „	„ 10 „ und 10 Textfiguren . . .	„ 30 „ — „	= 27 „ — „
XIII. „	3. „	„ 21 „ „ 29 „ . . .	„ 32 „ — „	= 28 „ — „
XIV. „	1. „	„ 5 „ „ 8 „ . . .	„ 24 „ — „	= 22 „ — „
XIV. „	2. „	„ 8 „ „ 20 „ . . .	„ 26 „ — „	= 22 „ — „
XIV. „	3. „	„ 3 „ „ 12 „ . . .	„ 17 „ 60 „	= 15 „ — „
XV. „	1. „	„ 8 „	„ 25 „ — „	= 21 „ 20 „
XV. „	2. „	„ 7 „ und 5 Textfiguren . . .	„ 25 „ — „	= 21 „ 20 „
XV. „	3. „	„ 8 „ „ 11 „ . . .	„ 20 „ — „	= 17 „ 20 „
XVI. „	1. „	„ 10 „ „ 5 „ . . .	„ 38 „ — „	= 32 „ — „
XVI. „	2. „	„ 4 „ „ 2 „ . . .	„ 25 „ — „	= 21 „ 20 „
XVI. „	3. „	„ 6 „ „ 7 „ . . .	„ 21 „ — „	= 18 „ — „
XVII. „	1. „	„ 9 „ „ 18 „ . . .	„ 30 „ — „	= 26 „ — „
XVII. „	2. „	„ 7 „ „ 2 „ . . .	„ 28 „ — „	= 24 „ — „
XVII. „	3. „	„ 7 „ „ 33 „ . . .	„ 30 „ — „	= 26 „ — „
XVIII. „	1. „	„ 6 „ „ 37 „ . . .	„ 26 „ — „	= 22 „ 40 „
XVIII. „	2. „	„ 5 „ „ 7 „ . . .	„ 20 „ — „	= 17 „ — „
XVIII. „	3. „	„ 7 „ „ 9 „ . . .	„ 26 „ — „	= 22 „ 20 „
XIX. „	1. „	„ 8 „ „ 21 „ . . .	„ 32 „ — „	= 28 „ — „
XIX. „	2. „	„ 6 „ „ 13 „ . . .	„ 20 „ — „	= 17 „ 20 „
XIX. „	3. „	„ 5 „ „ 22 „ . . .	„ 26 „ — „	= 22 „ 40 „

Früher sind erschienen:

Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.

Herausgegeben von

Dr. C. Claus,

weil. o. ö. Professor der Universität und Vorstand des zoologisch-vergl.-anatomischen Institutes in Wien, Direktor der zoologischen Station in Triest.

I. Band	mit 33 Tafeln	Preis 44 K — h	= 44 M. — Pf.
II. „	„ 23 „ und 2 Holzschnitten	„ 40 „ — „	= 40 „ — „
III. „	„ 25 „ „ 2 „	„ 43 „ 60 „	= 43 „ 60 „
IV. „	„ 33 „ „ 4 „	„ 52 „ 40 „	= 52 „ 40 „
V. „	„ 31 „ „ 4 „	„ 51 „ 20 „	= 51 „ 20 „
VI. „	„ 35 „	„ 56 „ — „	= 56 „ — „
VII. „	„ 29 „ und 4 Zinkographien und 7 Holzschnitten	„ 54 „ 40 „	= 54 „ 40 „
VIII. „	„ 30 „ „ 4 Holzschnitten	„ 67 „ 60 „	= 67 „ 60 „
IX. „	„ 21 „	„ 60 „ 40 „	= 58 „ 40 „
X. „	„ 37 „ und 4 Holzschnitten	„ 91 „ 20 „	= 85 „ 20 „
XI. „	1. Heft mit 8 Tafeln	„ 18 „ — „	= 18 „ — „
	Generalregister zu Band I—X	„ — „ 60 „	= — „ 60 „

Inhalt.

Seite

I. Über einige vorgeschrittene Entwicklungsstadien von Lophius piscatorius L. Von Dr. **Gustav Stiasny.** Mit 1 Tafel 1

II. Beiträge zur Kenntnis der Schalendrüse und der Geschlechtsorgane der Cumaceen. Von **Karl Schuch.** Mit 2 Tafeln 7

III. Die Hydromedusen des Golfes von Triest. Von **Valeria Neppi** und Dr. **Gustav Stiasny.** Mit 4 Tafeln und 1 Tabelle 23

IV. Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana. (Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden.) Von Dr. **Hanns Plenk.** Mit 1 Tafel 93

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

Dr. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

Dr. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

TOM. XX, HEFT 2.

MIT 6 TAFELN UND 28 TEXTFIGUREN.

5905
V 4

WIEN.

ALFRED HÖLDER,
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1914.

Verlag von **Alfred Hölder**, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler,
Buchhändler der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in **Wien.**

Abhandlungen

der

k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien.

I. Band.

1. Heft: **Die Phoriden.** Von Theodor Becker. Mit 5 Lichtdrucktafeln. Preis: K 9.— = M. 7.60.
2. Heft: **Monographie der Gattung *Alectorolophus*.** Von Dr. Jakob v. Sterneck. Mit 3 Karten und einem Stammbaume. Preis: K 6.40 = M. 5.60.
3. Heft: **Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Campanula*.** Von J. Witasek. Mit 3 Karten. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
4. Heft: **Die Hymenopterengruppe der Sphecinen.** II. Monographie der neotropischen Gattung *Podium* Fabr. Von Franz Friedr. Kohl. Mit 7 Tafeln. Preis: K 10.— = M. 8.40.

II. Band.

1. Heft: **Revision der paläarktischen Sciomyziden.** (Dipteren-Subfamilie.) Von Friedrich Hendel. Mit 1 Tafel. Preis: K 8.— = M. 7.—.
2. Heft: **Die österreichischen *Galeopsis*-Arten der Untergattung *Tetrahit* Reichb.** Versuch eines natürlichen Systems auf neuer Grundlage von Dr. Otto Porsch. Mit 3 Tafeln. Preis: K 11.— = M. 9.40.
3. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** I. Die Vegetationsverhältnisse von Schladming in Obersteiermark. Von Richard Eberwein und Dr. August v. Hayek. Mit 1 Karte in Farbendruck. Preis: K 4.— = M. 3.40.
4. Heft: **Studien über die Formen der Gattung *Galanthus*.** Von Paul v. Gottlieb-Tannenhain. Mit 2 Tafeln und 1 Karte. Preis: K 8.— = M. 6.80.

III. Band.

1. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** II. Vegetationsverhältnisse des Ötscher- und Dürrensteingebietes in Niederösterreich. Von Johann Nevole. Mit 7 Abbildungen und 1 Karte in Farbendruck. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
2. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** III. Die Vegetationsverhältnisse von Aussee in Obersteiermark. Von L. Favarger und Dr. Karl Rechinger. Mit 1 Karte in Farbendruck und 3 Abbildungen im Texte. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
3. Heft: **Über die marine Vegetation des Triester Golfes.** Von Karl Techet. Mit 1 Tafel und 5 Abbildungen im Texte. Preis: K 3.— = M. 2.60.
4. Heft: **Monographie der Issiden** (Homoptera). Von Dr. L. Melichar (Wien). Mit 75 Abbildungen im Texte. Preis: K 20.— = M. 17.20.

Verlag von **Alfred Hölder**, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler,
Buchhändler der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in **Wien**.

Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.

Begründet von

Dr. C. Claus,

fortgeführt von

Dr. Karl Grobben,
o. ö. Professor und Vorstand des I. Zoologischen Institutes an der Universität Wien

und

Dr. Berthold Hatschek,
o. ö. Professor und Vorstand des II. Zoologischen Institutes an der Universität Wien.

Band	Heft		Tafeln	Beilagen		Preis K	h		M.	Pf.
XI. Band,	2. Heft	mit	11 Tafeln	und 2 Textfiguren	Preis	30 K	80 h	=	26 M.	50 Pf.
XI. „	3. „	„	1 Porträt, 8 Tafeln	und 9 Textfiguren	„	26 „	80 „	=	23 „	20 „
XII. „	1. „	„	8 Tafeln	und 10 Textfiguren	„	25 „	60 „	=	22 „	20 „
XII. „	2. „	„	8 „	„ 2 „	„	27 „	60 „	=	24 „	— „
XII. „	3. „	„	7 „		„	21 „	40 „	=	18 „	40 „
XIII. „	1. „	„	2 „		„	9 „	— „	=	8 „	— „
XIII. „	2. „	„	10 „	und 10 Textfiguren	„	30 „	— „	=	27 „	— „
XIII. „	3. „	„	21 „	„ 29 „	„	32 „	— „	=	28 „	— „
XIV. „	1. „	„	5 „	„ 8 „	„	24 „	— „	=	22 „	— „
XIV. „	2. „	„	8 „	„ 20 „	„	26 „	— „	=	22 „	— „
XIV. „	3. „	„	3 „	„ 12 „	„	17 „	60 „	=	15 „	— „
XV. „	1. „	„	8 „		„	25 „	— „	=	21 „	20 „
XV. „	2. „	„	7 „	und 5 Textfiguren	„	25 „	— „	=	21 „	20 „
XV. „	3. „	„	8 „	„ 11 „	„	20 „	— „	=	17 „	20 „
XVI. „	1. „	„	10 „	„ 5 „	„	38 „	— „	=	32 „	— „
XVI. „	2. „	„	4 „	„ 2 „	„	25 „	— „	=	21 „	20 „
XVI. „	3. „	„	6 „	„ 7 „	„	21 „	— „	=	18 „	— „
XVII. „	1. „	„	9 „	„ 18 „	„	30 „	— „	=	26 „	— „
XVII. „	2. „	„	7 „	„ 2 „	„	28 „	— „	=	24 „	— „
XVII. „	3. „	„	7 „	„ 33 „	„	30 „	— „	=	26 „	— „
XVIII. „	1. „	„	6 „	„ 37 „	„	26 „	— „	=	22 „	40 „
XVIII. „	2. „	„	5 „	„ 7 „	„	20 „	— „	=	17 „	„
XVIII. „	3. „	„	7 „	„ 9 „	„	26 „	— „	=	22 „	20 „
XIX. „	1. „	„	8 „	„ 21 „	„	32 „	— „	=	28 „	— „
XIX. „	2. „	„	6 „	„ 13 „	„	20 „	— „	=	17 „	20 „
XIX. „	3. „	„	5 „	„ 22 „	„	26 „	— „	=	22 „	40 „
XX. „	1. „	„	8 „	„ 1 Tabelle	„	28 „	— „	=	24 „	— „

Früher sind erschienen:

Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.

Herausgegeben von

Dr. C. Claus,

weil. o. ö. Professor der Universität und Vorstand des zoologisch-vergl.-anatomischen Institutes in Wien, Direktor der zoologischen Station in Triest.

Band		Tafeln	Beilagen		Preis K	h		M.	Pf.
I. Band	mit	33 Tafeln		Preis	44 K	— h	=	44 M.	— Pf.
II. „	„	23 „	und 2 Holzschnitten	„	40 „	— „	=	40 „	— „
III. „	„	25 „	„ 2 „	„	43 „	60 „	=	43 „	60 „
IV. „	„	33 „	„ 4 „	„	52 „	40 „	=	52 „	40 „
V. „	„	31 „	„ 4 „	„	51 „	20 „	=	51 „	20 „
VI. „	„	35 „		„	56 „	— „	=	56 „	— „
VII. „	„	29 „	und 4 Zinkographien und 7 Holzschnitten	„	54 „	40 „	=	54 „	40 „
VIII. „	„	30 „	„ 4 Holzschnitten	„	67 „	60 „	=	67 „	60 „
IX. „	„	21 „		„	60 „	40 „	=	58 „	40 „
X. „	„	37 „	und 4 Holzschnitten	„	91 „	20 „	=	85 „	20 „
XI. „	1. Heft mit	8 Tafeln		„	18 „	— „	=	18 „	— „
Generalregister zu Band I—X				„	— „	60 „	=	— „	60 „

Inhalt.

Seite

I. Über eine neue Cestodenform Bilocularia hyperapolytica nov. gen. nov. spec., aus Centrophorus granulosus. Von **Wolfgang Obersteiner.** Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren 109

II. Beitrag zur Anatomie und Histologie der Euphausiiden. Von **Franz Raab.** Mit 2 Tafeln und einer Textfigur 125

III. Über die Kopfbildung cyclorhapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. Von Dr. **Bruno Wahl** (Wien). Mit 3 Tafeln und 20 Textfiguren 159

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

Dr. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

Dr. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

TOM. XX, HEFT 3.

MIT 5 TAFELN UND 32 TEXTFIGUREN.

WIEN.

ALFRED HÖLDER,
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.
1915.

Verlag von **Alfred Hölder**, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler,
Buchhändler der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in **Wien.**

Abhandlungen

der

k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien.

I. Band.

1. Heft: **Die Phoriden.** Von Theodor Becker. Mit 5 Lichtdrucktafeln. Preis: K 9.— = M. 7.60.
2. Heft: **Monographie der Gattung *Alectorolophus*.** Von Dr. Jakob v. Sterneck. Mit 3 Karten und einem Stammbaume. Preis: K 6.40 = M. 5.60.
3. Heft: **Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Campanula*.** Von J. Witasek. Mit 3 Karten. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
4. Heft: **Die Hymenopterengruppe der Sphecinen.** II. Monographie der neotropischen Gattung *Podium* Fabr. Von Franz Friedr. Kohl. Mit 7 Tafeln. Preis: K 10.— = M. 8.40.

II. Band.

1. Heft: **Revision der paläarktischen Sciomyziden.** (Dipteren-Subfamilie.) Von Friedrich Hendel. Mit 1 Tafel. Preis: K 8.— = M. 7.—.
2. Heft: **Die österreichischen *Galeopsis*-Arten der Untergattung *Tetrahit* Reichb.** Versuch eines natürlichen Systems auf neuer Grundlage von Dr. Otto Porsch. Mit 3 Tafeln. Preis: K 11.— = M. 9.40.
3. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** I. Die Vegetationsverhältnisse von Schladming in Obersteiermark. Von Richard Eberwein und Dr. August v. Hayek. Mit 1 Karte in Farbendruck. Preis: K 4.— = M. 3.40.
4. Heft: **Studien über die Formen der Gattung *Galanthus*.** Von Paul v. Gottlieb-Tannenhain. Mit 2 Tafeln und 1 Karte. Preis: K 8.— = M. 6.80.

III. Band.

1. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** II. Vegetationsverhältnisse des Ötscher- und Dürrensteingebietes in Niederösterreich. Von Johann Nevole. Mit 7 Abbildungen und 1 Karte in Farbendruck. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
2. Heft: **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.** III. Die Vegetationsverhältnisse von Aussee in Obersteiermark. Von L. Favarger und Dr. Karl Rechinger. Mit 1 Karte in Farbendruck und 3 Abbildungen im Texte. Preis: K 4.80 = M. 4.20.
3. Heft: **Über die marine Vegetation des Triester Golfes.** Von Karl Techet. Mit 1 Tafel und 5 Abbildungen im Texte. Preis: K 3.— = M. 2.60.
4. Heft: **Monographie der Issiden** (Homoptera). Von Dr. L. Melichar (Wien). Mit 75 Abbildungen im Texte. Preis: K 20.— = M. 17.20.

Verlag von **Alfred Hölder**, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler,
Buchhändler der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in **Wien**.

Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.

Begründet von

Dr. C. Claus,

fortgeführt von

Dr. Karl Grobben,
o. ö. Professor und Vorstand des I. Zoologischen Institutes an der Universität Wien

und

Dr. Berthold Hatschek,
o. ö. Professor und Vorstand des II. Zoologischen Institutes an der Universität Wien.

XI.	Band,	2.	Heft	mit	11	Tafeln	und	2	Textfiguren	. . .	Preis	30	K	80	h	=	26	M. 50 Pf.
XI.	„	3.	„	„	1	Porträt,	8	Tafeln	und	9	Textfiguren	„	26	„	80	„	=	23	„ 20 „
XII.	„	1.	„	„	8	Tafeln	und	10	Textfiguren	. . .	„	25	„	60	„	=	22	„ 20 „
XII.	„	2.	„	„	8	„	„	2	„	. . .	„	27	„	60	„	=	24	„ — „
XII.	„	3.	„	„	7	„	. . . . .				„	21	„	40	„	=	18	„ 40 „
XIII.	„	1.	„	„	2	„	. . . . .				„	9	„	—	„	=	8	„ — „
XIII.	„	2.	„	„	10	„	und	10	Textfiguren	. . .	„	30	„	—	„	=	27	„ — „
XIII.	„	3.	„	„	21	„	„	29	„	. . .	„	32	„	—	„	=	28	„ — „
XIV.	„	1.	„	„	5	„	„	8	„	. . .	„	24	„	—	„	=	22	„ — „
XIV.	„	2.	„	„	8	„	„	20	„	. . .	„	26	„	—	„	=	22	„ — „
XIV.	„	3.	„	„	3	„	„	12	„	. . .	„	17	„	60	„	=	15	„ — „
XV.	„	1.	„	„	8	„	. . . . .				„	25	„	—	„	=	21	„ 20 „
XV.	„	2.	„	„	7	„	und	5	Textfiguren	. . .	„	25	„	—	„	=	21	„ 20 „
XV.	„	3.	„	„	8	„	„	11	„	. . .	„	20	„	—	„	=	17	„ 20 „
XVI.	„	1.	„	„	10	„	„	5	„	. . .	„	38	„	—	„	=	32	„ — „
XVI.	„	2.	„	„	4	„	„	2	„	. . .	„	25	„	—	„	=	21	„ 20 „
XVI.	„	3.	„	„	6	„	„	7	„	. . .	„	21	„	—	„	=	18	„ — „
XVII.	„	1.	„	„	9	„	„	18	„	. . .	„	30	„	—	„	=	26	„ — „
XVII.	„	2.	„	„	7	„	„	2	„	. . .	„	28	„	—	„	=	24	„ — „
XVII.	„	3.	„	„	7	„	„	33	„	. . .	„	30	„	—	„	=	26	„ — „
XVIII.	„	1.	„	„	6	„	„	37	„	. . .	„	26	„	—	„	=	22	„ 40 „
XVIII.	„	2.	„	„	5	„	„	7	„	. . .	„	20	„	—	„	=	17	„ — „
XVIII.	„	3.	„	„	7	„	„	9	„	. . .	„	26	„	—	„	=	22	„ 20 „
XIX.	„	1.	„	„	8	„	„	21	„	. . .	„	32	„	—	„	=	28	„ — „
XIX.	„	2.	„	„	6	„	„	13	„	. . .	„	20	„	—	„	=	17	„ 20 „
XIX.	„	3.	„	„	5	„	„	22	„	. . .	„	26	„	—	„	=	22	„ 40 „
XX.	„	1.	„	„	8	„	„	1	Tabelle	. . . .	„	28	„	—	„	=	24	„ — „
XX	„	2.	„	„	6	„	„	28	Textfiguren	. . .	„	28	„	—	„	=	24	„ — „

Früher sind erschienen:

Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.

Herausgegeben von

Dr. C. Claus,

weil. o. ö. Professor der Universität und Vorstand des zoologisch-vergl.-anatomischen Institutes in Wien, Direktor der zoologischen Station in Triest.

I.	Band	mit	33	Tafeln	. . . . .						Preis	44	K	—	h	=	44	M. — Pf.
II.	„	„	23	„	und	2	Holzschnitten	. . . . .			„	40	„	—	„	=	40	„ — „
III.	„	„	25	„	„	2	„	. . . . .			„	43	„	60	„	=	43	„ 60 „
IV.	„	„	33	„	„	4	„	. . . . .			„	52	„	40	„	=	52	„ 40 „
V.	„	„	31	„	„	4	„	. . . . .			„	51	„	20	„	=	51	„ 20 „
VI.	„	„	35	„	. . . . .						„	56	„	—	„	=	56	„ — „
VII.	„	„	29	„	und	4	Zinkographien und 7 Holzschnitten	. . . . .			„	54	„	40	„	=	54	„ 40 „
VIII.	„	„	30	„	„	4	Holzschnitten	. . . . .			„	67	„	60	„	=	67	„ 60 „
IX.	„	„	21	„	. . . . .						„	60	„	40	„	=	58	„ 40 „
X.	„	„	37	„	und	4	Holzschnitten	. . . . .			„	91	„	20	„	=	85	„ 20 „
XI.	„	1.	Heft	mit	8	Tafeln	. . . . .				„	18	„	—	„	=	18	„ — „
	Generalregister zu Band I—X	. . . . .									„	—	„	60	„	=	—	„ 60 „

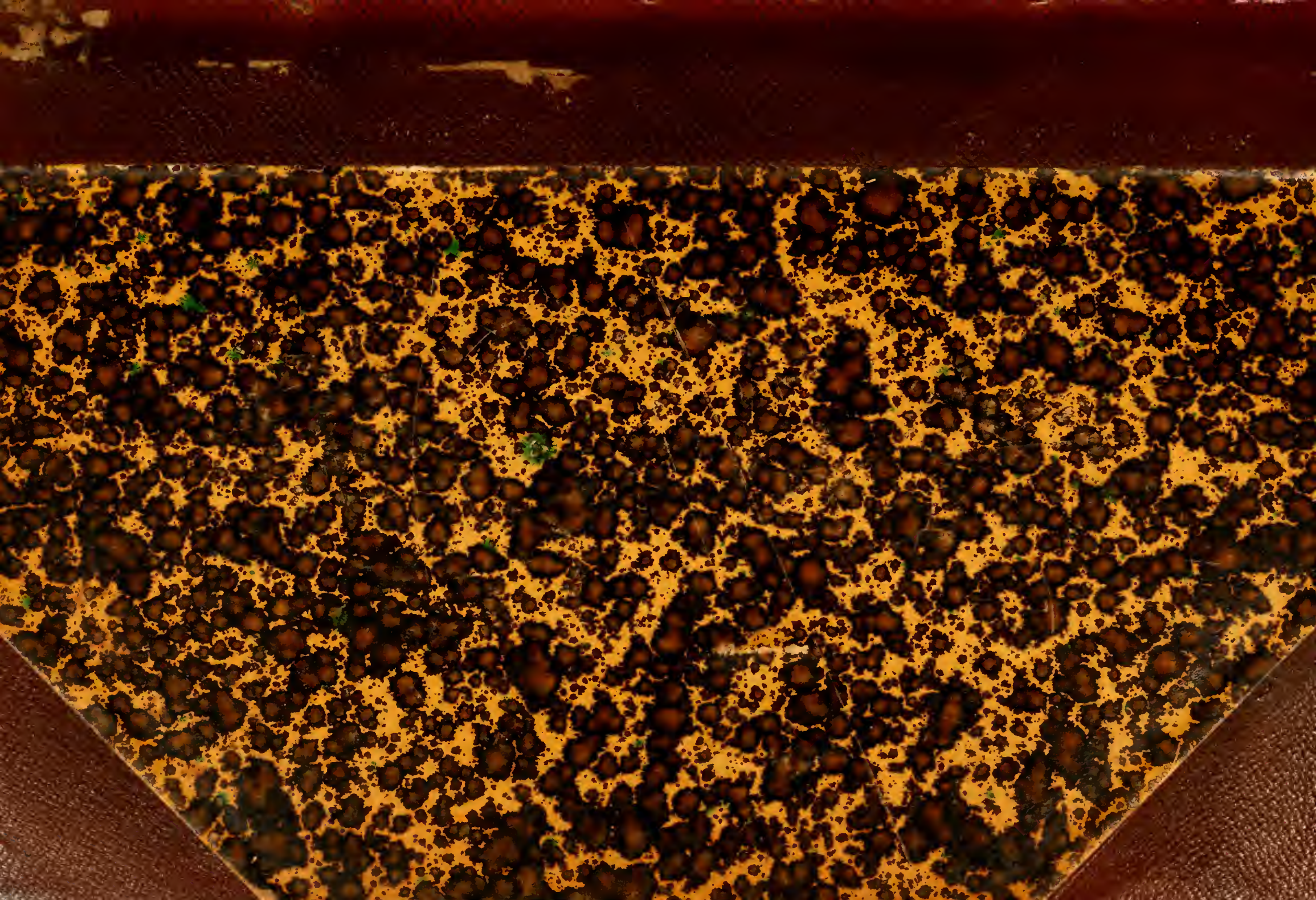
Inhalt.

Seite

I. Zur Histologie des Rückenmarks von Ammocoetes. Von **Heribert Leder.** Mit 1 Tafel und 5 Textfiguren 273

II. Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren. Von **Heribert Leder.** Mit 2 Tafeln und 27 Textfiguren . . . 297

III. Über den Pericardialsinus einiger Decapoden. Von **Otto v. Wettstein.** Mit 2 Tafeln 353

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 1AXN U